Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D 188

vorgelegt von

BRUNHILDE GRABERT

aus Berlin

1959

Gutachter: Prof. Dr. Max Richter

Prof. Dr. Herbert Lüers

Datum der mündl. Prüfung: 10. Juli 1957

" " Promotion: 16. Dez. 1959

ABHANDLUNGEN
DER SENCKENBERGISCHEN NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT
Herausgegeben von Prof. Dr. ROBERT MERTENS

498

Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.)

besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb.

Von

BRUNHILDE GRABERT,

Preußische Bergwerks- und Hütten-Aktiengesellschaft, Hannover.

27 Abbildungen, 3 Tabellen, 3 Tafeln.

Mit einem Vorwort von FRANZ BETTENSTAEDT.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

FRANKFURT AM MAIN

1959

Abh. senckenb. naturf. Ges.	498	Seite 1-71	Frankfurt a. M., 1.7.1959

Druck von W. Kramer & Co. in Frankfurt am Main

Vorwort.

Von Franz Bettenstaedt.

Wenige Tage vor dem Tode Rudolf Richter's am 5. Januar 1957 wurde das Manuskript dieser Abhandlung abgeschlossen. Rud. Richter hat die Reinschrift nicht mehr lesen können, aber durch briefliche und mündliche Mitteilungen von den wichtigsten Ergebnissen erfahren. „Nach allem, was ich bereits gehört hatte, müssen die Ergebnisse der Arbeit von Frl. Grabert bedeutsam sein", schrieb er am 23. 4. 1956. Es war sein Wunsch, daß der Druck bei Senckenberg ermöglicht werden könnte, weil gerade in dieser Untersuchung Neo- und Paläozoologie als untrennbare Einheit gemeinsam zu Worte kommen und beide Disziplinen in den Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in gleicher Weise gepflegt werden. Die Veröffentlichung an dieser Stelle unterstützte auch Prof. Dr. Max Richter (Berlin), auf dessen Anregung hin sich die Verfasserin der Mikropaläontologie zugewandt hat.

Die Drucklegung wurde — wie auch schon bei vielen früheren mikropaläontologischen Arbeiten der senckenbergischen Schriftenreihen — durch großzügige Spenden der Erdölindustrie ermöglicht. In gemeinschaftlicher Aktion halfen die Gesellschaften C. Deilmann Bergbau G.m.b.H. (Bentheim), Deutsche Erdöl A.G. (Hamburg), Deutsche Schachtbau- und Tiefbohr-G.m.b.H. (Lingen), Gewerkschaft Brigitta (Hannover), Gewerkschaft Elwerath (Hannover), Internationale Tiefbohr-K.G. (Celle), Mobil Oil A.G. in Deutschland (Celle), Preußische Bergwerks- und Hütten-A.G. (Hannover) und Wintershall A.G. (Kassel). Viele dieser Gesellschaften stellten auch das größtenteils aus Erdölbohrungen stammende Foraminiferen-Material in entgegenkommender Weise zur Verfügung. Allen genannten Erdölgesellschaften sei (zugleich auch im Namen der Schriftleitung) für ihre wertvolle Unterstützung und Hilfe herzlich gedankt.

Es ist nicht zuletzt ein Verdienst Rudolf Richter's, wenn die mikropaläontologischen Veröffentlichungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft heute zu den täglich benutzten Standardwerken der Industrie-Bibliotheken gehören. So mag die Praxis auch aus der vorliegenden Gliederung des Apt und Alb stratigraphischen Nutzen ziehen. Gerade phylogenetische Bearbeitungen schaffen erst die Grundlage einer exakten Stratigraphie, da sie die Lebensdauer und Entwicklungshöhe der in ihrer Vertikalverbreitung oft faziell beeinflußten Leitfossilien fixieren und sie zu den erwünschten, zuverlässigen Zeitmarken eichen. Derartige Untersuchungen sind aber nicht nur für die Erdölsuche wirtschaftlich auswertbar, sondern dienen gleichzeitig der Lösung wichtiger Fragen der Paläontologie und darüber hinaus der Allgemeinen Biologie, insbesondere der Evolutionsforschung. Es ist keineswegs alltäglich und deshalb besonders hervorzuheben, daß im vorliegenden Fall die Industrie phylogenetische Grundlagenforschungen angeregt und wesentlich unterstützt hat.

Glückliche Umstände trafen für das Gelingen der Arbeit zusammen: die für mikropaläontologische Untersuchungen verfügbaren hohen Individuenzahlen, eine vollständige und ungestörte Schichtenfolge mariner Sedimente aus einem Zeitraum von 7 Millionen Jahren, die weitgehende phylogenetische Umwandlung der untersuchten Organismengruppe und schließlich die biologische Vorbildung der Verfasserin, die den paläontologischen Untersuchungsstoff mit biologischen Methoden ausgewertet und Beobachtungen an fossilem Material mit Hilfe moderner Vorstellungen der Populationsgenetik gedeutet hat.

Die „große Individuenzahl" wird zweifellos in Zukunft eine ständig wachsende Bedeutung für die Taxionomie und Phylogenie der Fossilien gewinnen. Nicht Einzelindividuen, sondern nur die Summe aller Varianten in ihrer charakteristischen Häufigkeitsverteilung bilden die Art; sie ist objektiv faßbar durch die Gesamtpopulation, die nach einem Ausspruch von Rudolf Richter ihren prägnantesten Ausdruck in der Variationskurve findet. Daß außerdem in den Populationen einer Art Varianten so unterschiedliche Gehäuseformen aufweisen, daß sie in 3 oder 4 Gattungen gestellt werden könnten, bildet nur ein Beispiel für die Unzulänglichkeit des konventionellen Gattungsbegriffes in der bisherigen Foraminiferen-Systematik, die sich meist nur auf deskriptive Bearbeitungen gründet.

Aus den biometrischen Messungen dieser Abhandlung gewinnen wir ein neues Kriterium und vielleicht die wichtigste Definitionsmöglichkeit für die fossile Art: das graphische Bild, den Verlauf der V a r i a -

tionskurve als Spiegel ihres stets veränderlichen Genbestandes. Veränderlich sind Genbestand und damit Variationsbreite in der Horizontalen durch die Aufsplitterung in isolierte Populationen, durch ihre Ausbreitung, Wanderung und ständige Arealverschiebung, stärker aber in der Zeit als Folge phylogenetischer Umwandlungen.

In der Paläontologie ebenso wie in der Experimentalgenetik fungiert nicht das Individuum, sondern die Population als natürliche Evolutionseinheit (SIMPSON 1951, HEBERER 1957) — ein Sachverhalt, der gleichfalls nur durch eine große Individuenmenge erhellt werden kann. Hier hat die Verfasserin das reiche mikropaläontologische Material in besonders großem Umfange genutzt und fast 18 000 Individuen aus 60 Populationen variationsstatistisch ausgewertet. So konnte sie die auch in kontinuierlichen, marinen Sedimenten faziell bedingten Lücken der Überlieferung schließen und die Entstehung einer neuen Gattung mit 4 Arten aus einer einzigen Ursprungsart nachweisen.

Unsere Vorstellungen über den historischen Ablauf der Stammesgeschichte stützen sich fast ausschließlich auf das Alter und den Verwandschaftsgrad von Einzelfossilien oder auf zeitliche Extrapolationen, die sich aus der vergleichenden Anatomie der rezenten Organismen ergeben. Diese Vorstellungen sind zwar gut begründete Rekonstruktionen, können aber in ihren Details nur Schemata sein. Wieweit derartige Schemata revidiert werden müssen, zeigt die vorliegende Bearbeitung, in der das wechselreiche Verhalten der Populationen in Raum und Zeit fast lückenlos verfolgt wird. Die Bildung einer neuen Gattung stellt sich als ein in seinem morphologischen Erscheinungsbild ebenso wie in seinen Ursachen äußerst komplexer Prozeß dar, in dem verschiedene Entwicklungsmodi ineinandergreifen.

Den Modus der fließenden Populationsumwandlung — das in den orthogenetischen Reihen bisher am häufigsten beobachtete phylogenetische Phänomen — spiegeln auch die vorliegenden Variationskurven wider. Dieser Modus, in der klassischen Untersuchung von BRINKMANN (1929) an Ammoniten besonders eingehend analysiert, konnte in jüngster Zeit an Foraminiferen als „zeitliche Verschiebung der Variationsbreiten" präzisiert werden. Als wichtigstes Ergebnis wird jedoch die Abspaltung einer Art — eine selbstverständliche Voraussetzung und Grundvorstellung der Abstammungslehre —, in den Diagrammen von BRINKMANN nur angedeutet, hier in stratigraphisch übereinander geordneten Variationskurven wohl erstmalig in der Geschichte der Paläontologie sichtbar. Zu beiden Modi (Artumwandlung und Artabspaltung) tritt ein 3. Entwicklungsmodus hinzu: die Auflösung des extrem großen Allelbestandes einer Art in 3 Arten mit verringerter Variationsbreite.

Das graphische Bild der Variationskurven, vor allem aber ihre Spaltung in zwei auseinanderstrebende Gipfel kann nur entziffert und verstanden werden, wenn die Faktoren des Selektionsmechanismus (Mutation, Selektion, Isolation und Zufall) als Schlüssel dienen. Eine richtige biologische Interpretation ist jedoch nur möglich, wenn technische Besonderheiten der Probenentnahme, paläogeographische Veränderungen im Lebensraum, der Begriff einer „paläontologischen Population" und der geologische Zeitfaktor berücksichtigt werden. Aus der Fülle der Einzelbeobachtungen, die diese Untersuchung ergeben hat, seien einige besonders aufschlußreiche kommentiert: Eine sich allmählich herausbildende gesetzmäßige Relation zwischen Kammerzahl und Variantenhäufigkeit wird durch Nahrungskonkurrenz plausibel erklärt; es erscheint berechtigt, hierin einen für erdgeschichtliche Zeiträume geführten Beweis für die Richtigkeit der Selektionstheorie zu sehen. Der Evolutionsfaktor Isolation, ohne den eine Artbildung nicht möglich ist, wirkt sich — in Kombination mit dem Zufallsfaktor (DOBZHANSKY, LUDWIG, RENSCH) — besonders in „isolierten Kleinpopulationen" aus; ihnen scheint für das Evolutionsgeschehen eine größere Bedeutung zuzukommen, als die experimentalgenetischen Untersuchungen an rezentem Material vermuten lassen.

Die Phylogenie der untersuchten Gruppe geht im wesentlichen auf zwei einfache und morphologisch klare Mutationen zurück. Daß sie nach Vergleichen mit anderen Foraminiferen-Gattungen zu den häufigen Mutationen gehören, erhöht die zwanglose Wahrscheinlichkeit des Bildes. Auch erfordert die Gesamtdeutung bemerkenswerterweise nicht die Annahme unterschiedlicher Faktoren für die infraspezifische Umwandlung und die zu einer neuen Gattung führende transspezifische Evolution.

SIMPSON (1951) skizzierte die allmähliche Ausbreitung der Mutation „Crochet" bei den Equiden bis zu ihrer beherrschenden Rolle in der gesamten Population. Ein entsprechendes Beispiel liefert auch diese Untersuchung: Eine der erwähnten phänotypisch klaren Mutationen (die Abplattung biserialer Kammern) setzt sich, zunächst nur selten bei wenigen progressiven Individuen angedeutet, im Laufe von etwa 1 Million Jahre völlig in umfangreichen Populationen durch. Damit wird hier ein beobachteter Evolutionsvorgang den theoretisch-mathematischen Berechnungen für das Durchsetzen vorteilhafter Mutationen gegenübergestellt.

Überhaupt liegt die besondere Bedeutung der Untersuchung darin, daß sie uns ein historisches Beispiel mittels quantitativ exakt faßbarer Merkmale an individuenreichen Populationsfolgen aus 7 Millionen Jahren vermittelt; dieses reale Beispiel bestätigt Vorstellungen über das Evolutionsgeschehen, die bisher nur theoretisch entwickelt werden konnten (WEIGELT, SIMPSON, LUDWIG, LÜERS & ULRICH).

So mag der Paläontologe dieser Untersuchung entnehmen, daß die großen Lücken der Überlieferung zumindest in marinen Sedimentationsräumen nicht unüberbrückbar sind, der Biologe aber, daß seine aus dem rezenten Augenblicksbild gewonnenen Anschauungen über die Entstehung von Arten und Gattungen auch durch die erdgeschichtlichen Dokumente erhärtet werden.

F. BETTENSTAEDT

Hannover, den 5. Januar 1959

Abh. senckenb. naturf. Ges.	498	Seite 5-71	Frankfurt a. M., 1. 7. 1959

Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.)

besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb.

Von Brunhilde Grabert,
Preußische Bergwerks- und Hütten-AG., Hannover, Leibnizufer 9.

27 Abbildungen, 3 Tabellen, 3 Tafeln.

INHALT.

I. Einleitung 7

II. Taxionomie 7
Gattung *Gaudryina* Orbigny 1839 9
Gaudryina dividens n. sp. 9
Gaudryina compacta n. sp. 11
Gaudryina richteri n. sp. 12
Gattung *Spiroplectinata* Cushman 1927 12
Spiroplectinata annectens (Parker & Jones 1863) 12
Spiroplectinata complanata (Reuss 1860) 14
Spiroplectinata bettenstaedti n. sp. 15
Spiroplectinata lata n. sp. 16

III. Paläogeographie und Ökologie 17
A. Raum und Zeit 17
B. Ökologie 18

IV. Biometrie 22
A. Homogenes und inhomogenes Material 23
B. Biometrische Methodik 24
C. Erläuterung der Variationskurven 25
D. Zeitliches Verhalten der Kammerzahlen 38

V. Stratigraphie 40
A. Verknüpfung mit der Cephalopoden-Gliederung 41
B. Stratigraphische Anwendbarkeit 42

VI. Geographische Rassen- und Artbildung 45
A. Texas 45
B. Trinidad 46
C. Österreich 46
D. Sizilien 47
E. Algerien 47
F. Nordwestdeutschland 48

VII. Phylogenie 49
A. Historische Art- und Gattungsbildung 50
B. Biologische Deutung 54

VIII. Zusammenfassung 58

Schriften 60

I. Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen gehen von *Gaudryina dividens* n. sp. aus, einer agglutinierenden Foraminiferen-Art im nordwestdeutschen Ober-Apt, die bisher nur aus wenigen Abbildungen bekannt ist (Eichenberg 1935 a, 1935 b; Hecht 1938; Wicher 1942; Bettenstaedt & Wicher 1955). Das Gehäuse der Art ist durch die drei Bauprinzipien des tri-, bi- und uniserialen Stadiums gekennzeichnet. Diese drei Stadien sind nicht immer an einem Individuum ausgebildet, vielmehr gibt es in einer Population nur dreizeilige Varianten, drei- und zweizeilige und selten drei-, zwei- und einzeilige. Bettenstaedt & Wicher (1955) weisen darauf hin, daß die nur triseriale Form am häufigsten sei und die übrigen, nicht so häufigen Varianten eine verschiedene Entwicklungshöhe widerspiegeln. Außerdem kommen im Ober-Apt Populationen mit fast nur dreizeiligen oder vorwiegend drei- und zweizeiligen Exemplaren vor. Der allzu früh verstorbene Mikropaläontologe Prof. Dr. C. A. Wicher äußerte die Vermutung, daß Faunen mit nur triserialen Formen wahrscheinlich einem früheren Zeitabschnitt des Ober-Apt angehören als die mit drei- und zweizeiligen Individuen. Diese Annahme wird durch die Abbildungen von Hecht (1938) gestützt.

Der Gedanke einer Entwicklung von triserialen zu tri- und biserialen, bzw. tri-, bi- und uniserialen Formen wies auf einen Zusammenhang der Gattung *Gaudryina* mit der Gattung *Spiroplectinata* hin (vgl. auch Cushman 1937). *Spiroplectinata* tritt erstmalig im mittleren Unter-Alb auf und ist durch vorwiegend biserialen Bau gekennzeichnet. Das Anfangsstadium ist deutlich triserial, die letzten Kammern können uniserial angeordnet sein. Nach mündlicher Mitteilung von Dr. F. Bettenstaedt und Prof. Dr. C. A. Wicher besteht diese Vermutung innerhalb des Kreises der deutschen Erdöl-Mikropaläontologen schon seit langer Zeit, zumal seltene Übergangsformen zwischen beiden Gattungen beobachtet wurden.

Aufgabe dieser Arbeit ist es, die Gattungen *Gaudryina* und *Spiroplectinata* anhand eines größeren Beobachtungsmaterials durch variationsstatistische Messungen auf ihren genetischen Zusammenhang hin zu prüfen. Eine Schwierigkeit hierbei lag darin, daß im nordwestdeutschen Unter-Alb die beweisenden Übergangsformen außerordentlich selten sind und man nur auf wenige Zufallsfunde angewiesen ist. Da die Möglichkeit bestand, Übergangsformen in einem anderen Sedimentationsraum anzutreffen, wurde ein bisher unbearbeitetes Material der helvetischen Unterkreide Österreichs (Rehkogelgraben) zur Auswertung mit herangezogen. Das nordwestdeutsche Material wurde vor allem einem lückenlos gekernten Bohrprofil (Dollbergen) entnommen, ferner Bohrungen der Erdölfelder Georgsdorf, Adorf, Etzel und Bramstedt sowie horizontierten Einzelproben aus weiteren Bohrungen und Aufschlüssen.

Das Thema stellte mir Dr. F. Bettenstaedt (Hannover) mit einem großen Teil des Materials der Preußischen Bergwerks- und Hütten-Aktiengesellschaft, Zweigniederlassung Erdöl und Bohrverwaltung (Hannover), auf eine Anregung von Prof. Dr. M. Richter (Berlin) zur Verfügung. Für die Überlassung dieser interessanten phylogenetischen Arbeit, für wertvolle Ratschläge und stete Förderung bin ich Dr. F. Bettenstaedt zu größtem Dank verpflichtet. Ebenso herzlich ausgesprochenen Dank schulde ich Prof. Dr. M. Richter, ohne dessen Hilfe und Vermittlung mir die Arbeit in Hannover und ihr Abschluß in Berlin nicht möglich gewesen wäre. Desgleichen möchte ich an dieser Stelle Prof. Dr. W. Ulrich (Berlin) danken, der mir während meiner biologischen Ausbildung wesentliche Grundlagen vermittelt hat.

Der Preußischen Bergwerks- und Hütten-Aktiengesellschaft, insbesondere Direktor Dr. W. Haase und Chefgeologen Dr. F. Breyer danke ich für das großzügige Entgegenkommen und die Möglichkeit, bei dieser Gesellschaft längere Zeit zu praktizieren, ein reiches Fossilmaterial (von Georgsdorf) zu bearbeiten und die vorliegenden Untersuchungen unter Benutzung aller technischen Einrichtungen und Archive durchzuführen.

Dr. E. Brand (Wintershall Aktiengesellschaft, Kassel) und Dr. W. Wick (Mobil Oil A.G. in Deutschland, Celle) überließen mir bereitwillig wichtiges Probenmaterial (von Dollbergen). Prof. Dr. O. Seitz und Dr. F. Schmid (Amt für Bodenforschung, Hannover) bestimmten freundlicherweise neu aufgesammelte Cephalopoden; Dr. H. Hiltermann (Amt für Bodenforschung), Dr. H. Bartenstein (Mobil Oil A.G.) und Ing. J. Sigal (Institut Français du Pétrole, Rueil-Malmaison) waren mir bei der Beschaffung von Literatur und Belegexemplaren zu einigen Arten behilflich. Dr. A. Schuster (Preußag) beriet mich bei der Auswertung elektrischer Bohrlochsmessungen und Dr. H. Beckmann (Preußag) wies mich auf neuere biometrische Methoden hin.

Allen diesen Herren möchte ich ebenso wie den Erdölgesellschaften für ihre Unterstützung und Hilfe meinen besten Dank aussprechen.

Die Fossilzeichnungen führte nach meinen Angaben in dankenswerter Weise Herr J. W. Reifer (Preußag) durch.

Das ausgewertete Material der vorliegenden Arbeit (Holotypen, Paratypoide, Hypotypoide) wird im Forschungs-Institut Senckenberg (Frankfurt am Main; SMF) aufbewahrt. Weiteres Belegmaterial ist im Geologisch-Paläontologischen Institut der Freien Universität Berlin und im Archiv der Mikropaläontologischen Untersuchungsstelle des Amtes für Bodenforschung (Hannover; ABH) hinterlegt.

II. Taxionomie[1]).

Verschiedene Unklarheiten erfordern für die hier behandelten Arten eine nähere Begründung der Gattungszuordnung. *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem Ober-Apt hat eine Variationsbreite von nur triserialen über tri- und biseriale bis zu tri-, bi- und uniserialen Formen. Nach den bisherigen Gattungsdiagnosen müßte man diese, einwandfrei e i n e Art darstellende Formengruppe in drei verschiedene Gattungen aufteilen: die dreizeiligen Individuen in die Gattung *Trita-*

[1]) Zur Schreibweise: Wolff (1954: 115).

xia REUSS 1880, die drei- und zweizeiligen in die Gattung *Gaudryina* ORBIGNY 1839 und die drei-, zwei- und einzeiligen in die Gattung *Gaudryinella* PLUMMER 1931. Diese Aufteilung müßte innerhalb einer Population vorgenommen werden. Das zeigt die Unmöglichkeit eines solchen Vorgehens und zugleich die Schwierigkeit der Entscheidung für eine der Gattungen. Eine ganz ähnliche Situation schildern BARTENSTEIN & BRAND (1951: 308):

„Die Gattungen *Dentalina, Nodosaria* und *Marginulina* enthalten im Valendis eine Reihe von Gehäuseformen, deren einwandfreie Gattungszuordnung fast unmöglich ist, weil sie auf Grund geringer Schwankungen in der Mündungslage, Kammerfolge oder Gehäusekrümmung zu der einen oder anderen Gattung tendieren können. Wir wählten darum für das Valendis stets die Gattungsbezeichnung aus, zu der die Mehrzahl der Gehäuseformen tendiert."

Würde man aber die Art *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem Ober-Apt nach der Mehrzahl ihrer Varianten einordnen, müßte man sie auseinanderreißen, da, der Höhe der Entwicklung entsprechend, in den stratigraphisch tieferen Populationen die einen (nämlich triserialen) oder in stratigraphisch höheren die anderen (tri- und biserialen) Varianten überwiegen. Die tri-, bi- und uniserialen brauchen hier nicht berücksichtigt zu werden, da sie selten und meist nur in jüngeren Populationen auftreten. Damit kann *Gaudryinella* als Gattungsname für diese Art ausscheiden. Die Einfügung der aus vorwiegend triserialen Exemplaren zusammengesetzten Populationen in die Gattung *Tritaxia* erscheint unrichtig, da sich die Arten dieser Gattung durch verschiedene Merkmale (Gestalt, Kammergrenzen u. a.) auszeichnen, die *G. dividens* n. sp. nicht zukommen. Außerdem wäre eine Aufteilung in 2 Gattungen künstlich und weder in stratigraphischer noch in systematischer Hinsicht brauchbar. Als Gattung bleibt also nur *Gaudryina;* die für sie gegebene Diagnose trifft für die Art *dividens* n. sp. auch am ehesten zu. Außerdem zeigen die meisten Varianten von *G. dividens* n. sp. tri- und biseriale Stadien, wenn man ihre gesamte Verbreitung vertikal betrachtet. *Gaudryina richteri* n. sp. aus dem Ober-Hauterive und *Gaudryina compacta* n. sp. aus dem Unter-Alb umfassen in der Mehrzahl drei- und zweizeilige Individuen, so daß hier allein die Gattung *Gaudryina* infrage kommt.

Die Gattungsdiagnose zu *Gaudryina* ORBIGNY 1839 ist unklar (1840: 43) [2]):

„Coquille libre, tricarénée dans le jeune âge, comprimée dans l'âge adulte, rugueuse. Spire allongée, trochoide. Loges d'abord enroulées en spirale, puis, à un certain âge, devenant alternes sur deux lignes opposées, comme chez les Enallostègues textularidées ... "

Aus Beschreibung und Abbildung (ORBIGNY 1839, Taf. 4 Fig. 20, 21) des Generotypus, *Gaudryina rugosa,* geht aber deutlich hervor, daß einem triserialen Anfangsteil ein biseriales Stadium folgt. Vielleicht verstand ORBIGNY unter „spire" allgemein den Anfangsteil (1840: 44):

„Coquille adulte, allongée, conique, très rugueuse, tricarénée, à côtés émoussés en arrière, comprimée en avant. Spire accuminée, occupant la moitié de la longueur de la coquille, composée de cinq tours tricarénés. Loges de la spire triangulaires, empilées sur trois faces opposées; loges de la partie alterne plus larges que hautes, convexes tronquées en dessus."

Die Gattungsdiagnose zu *Gaudryina* wurde von späteren Autoren revidiert (LIEBUS 1931: 133; CUSHMAN 1937: 29; GLAESSNER 1948: 100; CUSHMAN 1950: 123). Danach ist das Charakteristikum der Gattung der bimorphe, nämlich tri- und biseriale Gehäusebau.

Ähnliche Schwierigkeiten bestanden auch bei der Gattung *Spiroplectinata* aus dem Alb:

1863 stellten PARKER & JONES *Textularia annectens* aus dem Gault von Südostengland und von Biggleswade auf; sie beginnt spiralig, wird biserial und endet uniserial.

1884 benannte BRADY eine rezente Form *Spiroplecta annectens,* die nicht mit *T. annectens* von PARKER & JONES übereinstimmt (vgl. THALMANN 1932: 301). (Die Gattung *Spiroplecta* EHRENBERG 1844 erwies sich als jüngeres Synonym von *Heterohelix* EHRENBERG 1843.)

1892 beschreibt CHAPMAN aus dem Gault von Folkestone unter dem Namen *Spiroplecta annectens* eine Art, die er mit dem Originalmaterial von PARKER & JONES, ihren Manuskriptnotizen und Zeichnungen verglich und ihre Identität mit *Textularia annectens* feststellt. In seiner Beschreibung gibt er an, daß die Art eine „more or less decided tendency for the test to commence spirally, before taking on the biserial arrangement of the chambers" habe, sagt aber später über den Anfangsteil: „ ... the flat spiral portion being almost at right angles to the succeeding biserial portion." Seine Abbildungen (Taf. 11 Fig. 3a, 3b), abweichend von der PARKER & JONES', zeigen aber deutlich einen triserialen Anfangsteil, jedoch nur eine uniseriale Kammer im Gegensatz zu den vier von PARKER & JONES. Auf diesen Unterschied weist auch CHAPMAN (1892: 751) hin:

„The specimens obtained from Folkestone by myself exhibit the trimorphous characters, but the uniserial portion is at most only represented by two chambers, whereas the Biggleswade specimens possess as many as four chambers in a straight line" (vgl. Beschreibung von *Spiroplectinata annectens).*

Trotz der genannten Unterschiede in Text und Zeichnungen CHAPMAN's zu den Angaben von PARKER & JONES ist durch CHAPMAN's Vergleich mit den Originalen die Art *annectens* sichergestellt. CUSHMAN war daher berechtigt, *Textularia annectens* als Generotypus der von ihm 1927 neu aufgestellten Gattung *Spiroplectina* zu verwenden. Er sagt in der Gattungsdiagnose: „Test with the early chambers planospiral, later ones biserial ... , the last group of chambers uniserial with distinctly constricted necks ... " Aber noch im selben Jahr zieht er den Namen *Spiroplectina* wieder ein und stellt auf *Spiroplectinata* („*Spiroplectinata* CUSHMAN 1927 new name"), wieder mit dem Generotypus *Textularia annectens* PARKER & JONES 1863. Als Grund dafür gibt er an: „The name *Spiroplectina* has already been used by Schubert although without species and *Spiroplectinata* is proposed for this form instead of *Spiroplectina* CUSHMAN, not Schubert" (zitiert nach ELLIS & MESSINA 1955). Eine genaue Be-

[2]) Die hier zitierte französische Fassung von 1840 stimmt wörtlich mit der spanischen Originaldiagnose von 1839 überein.

schreibung der Gattung gibt CUSHMAN (1937: 101) in seiner Monographie der Verneuilinidae; daraus geht deutlich hervor das Vorhandensein eines triserialen Anfangsstadiums. Auf den Widerspruch zu den ersten Beschreibungen geht er folgendermaßen ein:

„The early descriptions and figures of this form are incorrect, as a study of typical material has shown. So far as known there seems to be but a single species which was developed in the Gault of Europe, was highly specialized, and became extinct at that time.

The early stages of *Spiroplectinata* are somewhat obscured. In some specimens the earliest stages seemed to be coiled in a plane at right angles to the later flattened portion, but it is very difficult to make this out in complete detail with the amount of material that has been available for study. In this connection it may be noted that in the Lower Cretaceous of America there are specimens similar to *Spiroplectinata annectens,* except that the early portion is not distinctly triangular. The peculiar form need much more study before their full characters are known and their relationships established with any degree of finality."

In der Artdiagnose zu *Spiroplectinata annectens,* in der wieder von einem triserial gebauten Anfangsteil gesprochen wird, gibt CUSHMAN (1937: 102) die Herkunft seines Materials an, das von den Fundstellen der Autoren PARKER & JONES und CHAPMAN stammt:

„The type specimens of this species are from the Gault of Folkestone and Biggleswade, England, recorded by PARKER & JONES. It is also figured by SCHMITT from the Gault of Germany. I have material from the Folkestone locality collected by myself in 1927 and from later collections furnished me by Dr. W. A. MACFADYEN."

Das Material, das MACFADYEN 1930 aufsammelte, wurde geteilt; die eine Hälfte erhielt CUSHMAN, die andere BARTENSTEIN (Mobil Oil A.G. in Deutschland). Dr. BARTENSTEIN überließ mir freundlicherweise zur Ansicht die einzige vorhandene Topohyle der *Spiroplectinata annectens* (PARKER & JONES) (aus dem Ober-Alb von Folkestone, England, Gault-Bed 9, Copt Point, also der Typlokalität CHAPMAN's), durch die eine der mir vorliegenden Arten eindeutig als *Spiroplectinata annectens* (PARKER & JONES) bestimmt werden konnte.

Somit ist die Gattung *Spiroplectinata* und die Art *Sp. annectens* legitim und valid und die anderen Arten, die sich außer *Sp. annectens* aus *Gaudryina dividens* n. sp. entwickelt haben, sind ebenfalls in die Gattung *Spiroplectinata* zu stellen. Daß der Name „*Spiroplectinata*" bei dem Fehlen einer Spira irreführen kann, ist nach RUD. RICHTER (1948: 183) bedeutungslos; nach Artikel 32 der IRZN rechtfertigt ein nicht zutreffender Wortsinn die Verwerfung eines Namens nicht.

Die Annahme, daß *Spiroplectinata* eine Spira besitzt, hat offenbar GORBENKO (1957) veranlaßt, seine Gattung *Pseudospiroplectinata* mit folgender Diagnose aufzustellen (Übersetzung aus dem Russischen):

„Ein kleines, vollständig plattes, längliches Gehäuse, das im frühen Stadium dreizeilig ist und später in einen Zwei- und Einzeiler übergeht. Die runde, terminale Mündung ist auf einem kurzen Hals angeordnet. Die Schale besteht aus Kalkstein und ist matt."

Er begründet diese Gattung gegenüber *Spiroplectinata* CUSHMAN damit, daß der Generotypus, *Pseudospiroplectinata plana,* „im frühen Stadium dreizeilig und nicht spiralförmig sowie die Agglutinierung ihrer Schalen völlig unbedeutend ist". Wenn man nur die von GORBENKO angegebenen Merkmale (Dreizeiligkeit und Schalenzusammensetzung) zugrundelegt, wäre die Gattung *Pseudospiroplectinata* synonym mit *Spiroplectinata.* Es besteht jedoch ein Unterschied, den GORBENKO nicht besonders betont, der aber aus seiner klaren Zeichnung (Abb. 1) hervorgeht. Das uniseriale Stadium ist bei *Pseudospiroplectinata* abgeplattet und breiter als das biseriale, während es sich bei *Spiroplectinata* umgekehrt verhält. Aus diesem Grunde soll es offen bleiben, ob *Pseudospiroplectinata* aufrecht erhalten werden kann und die später erwähnte *Spiroplectinata jaekeli* (FRANKE) in die neue Gattung zu stellen ist. (*Sp. jaekeli* besitzt ebenso wie *Pseudospiroplectinata plana* ein flaches uniseriales Stadium und kommt wie diese im Ober-Cenoman vor.)

Neben *Spiroplectinata* treten im Alb von Nordwestdeutschland und Holland vereinzelt auch Formen mit deutlicher Spira auf, — z. B. *Spiroplectammina rectangularis* DAM 1947 oder *Spiroplectammina* D 1 (HECHT 1938, Taf. 24 Fig. 115) — die hier jedoch nicht behandelt werden.

Gattung ***Gaudryina*** ORBIGNY 1839.

Gaudryina dividens n. sp.

Taf. 1 Fig. 3-5, Taf. 2 Fig. 16-30, Taf. 3 Fig. 53-59.

• 1935 *Gaudryina rugosa* D'ORBIGNY. — EICHENBERG (1935a), Apt: 4, Taf. 6 Fig. 6.

• 1935 *Gaudryina rugosa* D'ORB. — EICHENBERG (1935b), Unterkreide-Horizonte: Taf. 5 Fig. 5-6.

v • 1938 *Tritaxia* D 4. — HECHT, Unterkreide; pars: Taf. 5a Fig. 30-32, Taf. 5b Fig. 1-12, Taf. 6a Fig. 41-42 (non Taf. 2 Fig. 87-88).

• 1942 *Gaudryina* (302). — WICHER, Praktikum: Taf. 26 Fig. 9.

v • 1955 *Gaudryina* cf. *alexanderi* Cushman 1936. — BETTENSTAEDT & WICHER, Stratigraphic Correlation: 504, Taf. 4 Fig. 22-25.

Derivatio nominis: dividere (lat.) = teilen, nach der phylogenetischen Teilung der Art in zwei Äste.

Holotypus: Gehäuse (Taf. 1 Fig. 4); Länge: 0·72 mm, Breite: 0·34 mm. — SMF XXVII 4300.

Paratypoide: 22 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4301-4322); 36 nicht abgebildete Populationen der Abb.

5-7 (SMF XXVII 4323-4333), Abb. 9-13a (SMF XXVII 4334-4355), Abb. 16 (SMF XXVII 4356), Abb. 23 (SMF XXVII 4357), Abb. 24 (SMF XXVII 4358-4359); 1 Population (ABH 2345).

Locus typicus: Bohrung Dollbergen 1007 (MTB 3527, Uetze), Kern 268·8-276 m.

Stratum typicum: Unteres Ober-Apt.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Gaudryina* mit triserialen, tri- und biserialen oder tri-, bi- und uniserialen Individuen von regelmäßigem Bau und mit relativ stark eingedellten Seitenflächen im triserialen Stadium. Kanten des etwas flachgedrückten, im Querschnitt schmal-ovalen biserialen Teils wie im triserialen an den Nähten eingekerbt. Die Endkammer des triserialen und biserialen Stadiums bildet in der Vorderansicht einen mit dem Scheitel nach oben gerichteten stumpfen Winkel.

Beschreibung: Gehäuse frei, aus Kalkkörnchen agglutiniert; entweder nur triserial oder triserial mit darauffolgendem biserialen Teil, manchmal zusätzlich mit einer bis drei uniserialen Kammern; von regelmäßigem, nicht zu kräftigem Bau und mit feinkörnig rauher Schale. Die triserialen Gehäuse bzw. Gehäuseanteile sind pyramidenförmig, spitz, mit schmalen, meist deutlich abgerundeten, manchmal leicht verdrehten Kanten und relativ stark eingedellten Seitenflächen. Kanten an den Kammergrenzen eingekerbt. Nähte von der Mitte schräg nach unten verlaufend, bei den ersten Kammern nicht immer sichtbar, leicht vertieft. Kammern stets breiter als hoch. Biserialer Teil nur wenig flachgedrückt, im Querschnitt schmal-oval, im jüngeren Teil manchmal etwas breiter als im älteren; Kanten an den Kammergrenzen ebenfalls eingekerbt, teilweise stärker als im triserialen Teil. Nähte weniger steil als im triserialen Stadium, aber auch leicht vertieft; in der Seitenansicht horizontal. Kammern fast flach rechteckig, die jüngeren wenig breiter als die älteren. Die uniserialen Kammern sind rundlich-bauchig, meist unregelmäßig und an den Verbindungsstellen ± stark eingeschnürt. Mündung fast rund und immer eingesenkt; bei den triserialen und tri- und biserialen Formen an der Innenseite der letzten Kammer, bei den uniserialen Kammern an der obersten Rundung.

Bemerkung: Die Variationsbreite der Art reicht mit allen Übergängen von nur triserialen über tri- und biseriale bis zu tri-, bi- und uniserialen Exemplaren. Als Holotypus wurde entsprechend der Gattungsdiagnose ein tri- und biseriales Gehäuse ausgewählt. Die einzelnen Individuen spiegeln eine verschiedene Entwicklungshöhe wider, wie dies auch bei anderen Arten und Gattungen der Familie beobachtet wird. Die tri- und biserialen Individuen einer Population wurden in eine Variationsreihe gruppiert (Taf. 2 Fig. 16-27); sie ermöglichen variationsstatistische Messungen und die Verfolgung der phylogenetischen Entwicklung, wie unten weiter ausgeführt wird (Kap. IV). Die Kammerzahl des biserialen Stadiums wechselt je nach der stratigraphischen Position im untersten Ober-Apt von 1-6, im höchsten Ober-Apt von 1-17. Die Kammerzahl des triserialen Stadiums reicht von etwa 10 bis etwa 22 Kammern (vgl. Kap. IV D). Die Individuen mit 1 bis 2 uniserialen Kammern treten selten auf und stellen eine gewisse Weiterentwicklung der tri- und biserialen Individuen dar. In ganz seltenen Fällen kommen bis drei uniseriale Kammern vor. Bettenstaedt & Wicher (1955, Taf. 4) bilden mit den Fig. 24 und 25 zwei derartige Exemplare ab, wobei das unter Fig. 25 abgebildete nur ein tri- und uniseriales Stadium zeigt. Solche Gehäuse mit fehlendem biserialen Teil sind außerordentlich selten (größenordnungsmäßig 0·05%) und können als vom Normalen abweichende, untypische Varianten gelten. Tri- und biseriale Formen und tri-, bi- und uniseriale Individuen sind meist größer als die nur triserialen.

Es wurde davon abgesehen, die hochentwickelten Übergangsformen (Taf. 2 Fig. 29-30) aus dem Unter-Alb von den Ober-Apt-Formen als Unterart abzutrennen. Die morphologischen Unterschiede dieser seltenen Übergangsformen zu den übrigen Varianten sind sehr gering. Ihre etwas unregelmäßige Gestalt kann mit den veränderten Lebens- oder Erhaltungsbedingungen in der tonigen Fazies des Unter-Alb gegenüber der kalkigen des Ober-Apt in Zusammenhang stehen. Ein etwas flacheres und vielleicht breiteres biseriales Stadium (Taf. 2 Fig. 29) ist zwar phylogenetisch wichtig (vgl. Kap. IV C und VII B), wird aber nur ganz vereinzelt gefunden. Im allgemeinen sind die Übergangsformen von den Ober-Apt-Varianten nicht abzugrenzen. Deshalb werden sie nur als progressive Unter-Alb-Varianten von *G. dividens* aufgefaßt.

Die in Trinidad auftretenden Formen bestehen aus tri- und biserialen Exemplaren mit 4-18 biserialen Kammern. Nur triseriale Individuen wurden in dem mir vorliegenden Material nicht beobachtet. Wesentliche Unterschiede zu der nordwestdeutschen Art sind kaum festzustellen, mit Ausnahme des Fehlens von triserialen Exemplaren. Die Formen entsprechen etwa den hochentwickelten Varianten von *Gaudryina dividens*, wie sie z. B. in der nordwestdeutschen Bohrung Georgsdorf 39 auftreten (vgl. Kap. VI).

Beziehung: Von den zahlreichen *Gaudryina*-Arten (vgl. u. a. Franke 1928, Cushman 1937, Hagn 1953) werden hier nur die nahverwandten oder die in der Unterkreide auftretenden Arten *G. dividens* gegenübergestellt. Ein Vergleich mit den übrigen, nicht erwähnten Arten ist nicht notwendig, da sie aufgrund deutlicher Unterschiede (allgemeine Gehäuseform, Längenverhältnis von tri- zu biserialem Teil, biserialer Querschnitt, Form der Endkammer usw.) nicht mit *G. dividens* verwechselt werden können. *Gaudryina vetustissima* Bartenstein & Brand aus dem Valendis besitzt ein unregelmäßiges, grobschaliges Gehäuse, nur einen kleinen triserialen Teil und schlecht sichtbare Nähte. *G. alexanderi* Cushman aus der höheren Unterkreide unterscheidet sich von *G. dividens* durch scharfe Seitenkanten, die im biserialen Teil fast parallel verlaufen und einem längs der Mittellinie eingebogenen zweizeiligen Stadium. *G. subcretacea* Cushman aus dem Alb ist durch ihren stärker abgeplatteten biserialen Teil und durch undeutliche Nähte von *G. dividens* unterschieden.

Die Abbildungen der in der Literatur häufig erwähnten *G. rugosa* Orbigny aus der Oberkreide weichen stark voneinander ab. Originalabbildung und Beschreibung von Orbigny (1840) sind ungenügend. Anhand von nordwestdeutschem Vergleichsmaterial ließen sich folgende Unterschiede zu *G. dividens* herausstellen: *G. rugosa* ist sehr grobkörnig, die Gehäuse größer, dicker und durch die größere Breite der biserialen Kammern gegenüber dem triserialen Stadium auch in der Gesamtgestalt pyramidenförmig. Außerdem ist der biseriale Teil sehr dick und die Anzahl der zweizeiligen Kammern durchschnittlich geringer (bis 6). Die Endkammern sind ± abgestutzt, das dreizeilige Stadium hat kaum

eingedellte Seitenflächen und ziemlich gerade verlaufende Nähte (vgl. u. a. FRANKE 1928: 141). Ein Zweifel über Zuordnung einzelner Exemplare zu einer der beiden Arten entsteht nicht.

Die neu beschriebene Art *G. richteri* aus dem Ober-Hauterive ist im Gegensatz zu *G. dividens* vornehmlich durch einen dicken biserialen Teil mit kantigen, im Querschnitt rechteckig abgerundeten Kammern und das Fehlen uniserialer Kammern ausgezeichnet. Die neue Art *G. compacta* hat ebenfalls einen dickeren biserialen Teil als *G. dividens*, ist auch im ganzen dicker und größer, dafür aber feinkörniger mit fast glänzender Oberfläche. Von allen Arten ist *G. dividens* am engsten mit denen des Apt und Alb verwandt *(G. compacta, G. alexanderi, G. subcretacea)* sowie mit *G. richteri*, die als Vorläufer von *G. dividens* angesehen werden kann.

Vorkommen: Im gesamten Raum von Nordwestdeutschland: vereinzelt im Unter-Apt (*deshayesi*-Zone), häufig und regelmäßig im Ober-Apt, seltener im Unter-Alb (progressive Übergangsformen und ancestrale Varianten). Trinidad: Ober-Apt bis Unter-Alb (Maridale Formation) Maridale Estate, Eastern Central Range. Sizilien: Ober-Apt bis Unter-Alb.

Vereinzelt tritt die Art mit einem ausgeprägteren uniserialen Stadium geographisch leicht abgewandelt in den kalkalpinen Sedimenten von Tirol auf (Vilser Alpen, Blatt Sektion 4945/3). Nach den Funden im Unter-Alb bis tiefen Mittel-Alb hat *G. dividens* im mediterranen Faziesraum etwas länger gelebt als im borealen Nordwestdeutschland. (Zur stratigraphischen und paläogeographischen Verbreitung dieser und der folgenden Arten vgl. auch Kap. V und VI.)

Gaudryina compacta n. sp.

Taf. 1 Fig. 6-8, Taf. 3 Fig. 48-52.

Derivatio nominis: compactus (lat.) = fest, gedrungen.

Holotypus: Gehäuse (Taf. 1 Fig. 7); Länge: 0·81 mm, Breite: 0·37 mm. — SMF XXVII 4360.

Paratypoide: 7 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4361-4367); 3 nicht abgebildete Populationen der Abb. 14 (SMF XXVII 4368-4370); 1 Population (ABH 2346).

Locus typicus: Rehkogelgraben, Oberösterreich (etwa 8 km S Vorchdorf, etwa 1·1 km S Wirtshaus Hagenmühle; Blatt Sektion 4852/1).

Stratum typicum: Unter-Alb des Helvetikum.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Gaudryina* mit triserialen, tri- und biserialen oder tri-, bi- und uniserialen Individuen von sehr kräftigem Bau und mit wenig eingedellten Seitenflächen im triserialen Stadium. Gehäuse manchmal etwas verdreht. Tri- und biseriales Stadium nicht immer deutlich voneinander getrennt.

Beschreibung: Gehäuse frei, aus Kalkkörnchen agglutiniert; entweder nur triserial, oder tri- und biserial, öfters zusätzlich mit einer oder zwei uniserialen Kammern. Groß und kräftig, manchmal etwas verdreht, mit feinkörnig rauher, fast glänzender heller Schale. Die triserialen Gehäuse bzw. Gehäuseanteile sind pyramidenförmig, unten etwas zugespitzt, mit abgerundeten Kanten und leicht eingedellten Seitenflächen. Kanten an den Kammergrenzen kaum eingekerbt. Nähte von der Mitte schräg nach unten laufend, oft undeutlich, schwach vertieft. Kammern stets breiter als hoch. Biserialer Teil nur wenig flacher als der triseriale, im Querschnitt elliptisch, im jüngeren Teil manchmal etwas breiter als im älteren; Kanten an den Kammergrenzen ebenfalls wenig eingekerbt. Nähte in der Seitenansicht horizontal. Kammern fast flach rechteckig. Das biseriale Stadium ist nicht immer deutlich vom triserialen getrennt. Die uniserialen, meist in der Mittelachse der Gehäuse angebauten Kammern sind bauchig-rund mit ± tiefen Nähten. Rundliche Mündung bei den tri- und biserialen Endkammern an der Innenseite, bei den uniserialen an der obersten Rundung; immer etwas eingesenkt.

Bemerkung: Die Variationsbreite der Art reicht mit allen Übergängen von nur triserialen über tri- und biseriale bis zu tri-, bi- und uniserialen Individuen. Entsprechend der Gattungsdiagnose wurde als Holotypus ein tri- und biseriales Gehäuse gewählt. Die einzelnen Individuen spiegeln eine verschiedene Entwicklungshöhe wider und sind wie bei *G. dividens* zu variationsstatistischen Messungen und zur Verfolgung der phylogenetischen Entwicklung geeignet. Die Kammerzahl des biserialen Stadiums wechselt von 1-12; die der triserialen Individuen beträgt etwa 15. Die tri- und biserialen Exemplare überwiegen an Zahl die nur triserialen Formen. Individuen mit 1 oder 2 uniserialen Kammern treten selten auf. Die tri- und biserialen Gehäuse sind manchmal etwas keilförmig und meist größer als die triserialen. Eine Anzahl von Individuen zeichnet sich durch besondere Größe aus (bis zu $2^1/_2$-facher Größe der normalen Gehäuse).

PREY (1951: 44) erwähnt aus den „dunklen Fleckenmergeln" des Rehkogelgrabens, aus denen die Proben mit *G. compacta* stammen, u. a. „*Bigenerina complanata* (RSS.)", mit der offenbar die vorliegende, häufig auftretende Art gemeint ist. Es handelt sich aber nicht um die von NOTH (1951: 34, Taf. 2 Fig. 9-11) beschriebene und abgebildete *Bigenerina complanata* (REUSS) (vgl. *Spiroplectinata complanata)*, sondern um eine neue *Gaudryina*-Art. Hierfür sprechen die in der Population auftretenden nur triserialen Individuen, das vielkammerige triseriale Stadium bei den tri- und biserialen Formen und der dicke Querschnitt des biserialen Stadiums.

Beziehung: *G. compacta* ist mit *G. dividens* unmittelbar verwandt und kann durch räumliche Sonderung im mediterranen Raum entstanden sein. Ihre nahe Verwandtschaft kommt in der gleichen phylogenetischen Entwicklung zum Ausdruck. Die Hauptunterschiede zu *G. dividens* sind der dickere biseriale Teil, die wenig eingedellten Seitenflächen des triserialen und die allgemein größeren und kompakteren Gehäuse (vgl. Taf. 1 Fig. 8).

Vorkommen: Sehr häufig im Unter-Alb des Helvetikum von Oberösterreich (Blatt Sektion 4852/1), vermutlich im Ober-Apt einsetzend. Unter-Alb des Kalkalpin in Tirol (Vilser Alpen; Blatt Sektion 4945/3). Sizilien: Ober-Apt bis Unter-Alb.

Gaudryina richteri n. sp.

Taf. 1 Fig. 1-2, Taf. 3 Fig. 46-47.

Derivatio nominis: Zu Ehren meines hochverehrten Lehrers, Prof. Dr. Max Richter, Direktor des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Freien Universität Berlin.

Holotypus: Gehäuse (Taf. 1 Fig. 2); Länge: 0·65 mm, Breite: 0·28 mm. — SMF XXVII 4371.

Paratypoide: 3 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4372-4374); 154 nicht abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4375); 1 Population (ABH 2347).

Locus typicus: Bohrung Klein Oedesse 1002 (MTB 3627, Peine), Kern 73·9-75·9 m.

Stratum typicum: Ober-Hauterive (*seeleyi*-Zone).

Diagnose: Eine Art der Gattung *Gaudryina* mit triserialen und tri- und biserialen Individuen von regelmäßigem Bau. Seitenflächen des triserialen Stadiums kaum eingedellt. Der biseriale Teil ist nur wenig flacher als der triseriale, im Querschnitt rechteckig abgerundet. Seitenkanten der Gehäuse an den Nähten etwas eingekerbt.

Beschreibung: Gehäuse frei, aus Kalkkörnchen agglutiniert; entweder triserial oder triserial mit darauffolgendem biserialen Teil von regelmäßigem kräftigen Bau und mit feinkörnig rauher Schale. Die triserialen Gehäuse bzw. Gehäuseteile sind pyramidenförmig, spitz, mit sehr schmalen stumpfen Kanten und kaum eingedellten Seitenflächen. Kanten an den Kammergrenzen schwach eingekerbt. Nähte von der Mitte etwas schräg nach unten verlaufend, bei den ersten Kammern manchmal undeutlich; leicht vertieft. Kammern stets breiter als hoch. Biserialer Teil kaum flacher als der triseriale, im Querschnitt rechteckig abgerundet, aus dicken, kantig-bauchigen Kammern, die jüngeren kaum breiter als die älteren. Kammergrenzen ebenfalls an den Nähten eingekerbt. Nähte weniger steil als im triserialen Stadium, aber auch leicht vertieft, in der Seitenansicht horizontal. Mündung fast rund, an der Innenfläche der Endkammer eingesenkt.

Bemerkung: Die Variationsbreite der Art reicht von nur triserialen bis zu tri- und biserialen Individuen, mit etwa 1-8 Kammern im biserialen Teil. Als Holotypus wurde der Gattungsdiagnose entsprechend ein tri- und biseriales Gehäuse ausgewählt. Die tri- und biserialen Formen sind allgemein größer und insgesamt häufiger (etwa $^2/_3$ zu $^1/_3$) als die nur triserialen. Die Kammerzahl der triserialen Formen beträgt etwa 16.

Beziehung: *G. richteri* kann als Vorläufer von *G. dividens* angesehen werden. Sie unterscheidet sich von ihr hauptsächlich durch den dicken biserialen Teil mit kantigen, im Querschnitt rechteckig abgerundeten Kammern, flachere Nähte und das Fehlen uniserialer Kammern. (Weitere verwandte Arten siehe *G. dividens*).

Vorkommen: Im nordwestdeutschen Ober-Hauterive, *hildesiense*- bis untere *tenuis*-Zone, hauptsächlich in der *seeleyi*-Zone. Für ihre weite Verbreitung in Nordwestdeutschland sprechen die Funde an der Typlokalität, der Bohrung Klein Oedesse 1002 (N Peine), im Emsland (Georgsdorf) und in Schleswig-Holstein (Grevenhorst).

Gattung ***Spiroplectinata*** Cushman 1927.

Spiroplectinata annectens (Parker & Jones 1863).

Taf. 1 Fig. 10-12, Taf. 2 Fig. 36-38, Taf. 3 Fig. 77-86.

* 1863 *Textularia annectens* Parker & Jones. — Parker & Jones, Nomenclature Foraminifera: 92, Fig. 1.

• 1892 *Spiroplecta annectens* Parker and Jones. — Chapman, Gault Folkestone III: 750, Taf. 11 Fig. 3.

v • 1927 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Mexico and Texas: 62, Taf. 13 Fig. 10.

• 1928 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Foraminifera, Classification and Economic Use: 235, Taf. 34 Fig. 10.

• 1929 *Spiroplecta annectens* Park. u. Jones. — Schmitt, Tonmergelgeschiebe Gault: Taf. 5 Fig. 6 (2 Exemplare).

• 1933 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Foraminifera, Classification and Economic Use: 108, Taf. 11 Fig. 19.

• 1933 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Foraminifera, Classification and Economic Use: Taf. 7 Fig. 20.

• 1937 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Monograph Verneuilinidae; pars: 101, Taf. 14 Fig. 10 [kop. Chapman 1892], Fig. 11 (non Fig. 12).

• 1942 *Spiroplectammina* (474). — Wicher, Praktikum: Taf. 26 Fig. 11.

1950 *Spiroplectinata annectens* (Parker et Jones) 1863. — Dam, Albien Pays-Bas; pars: 13, Taf. 1 Fig. 14 (non Fig. 13).

• 1950 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Foraminifera, Classification and Economic Use: Taf. 7 Fig. 20 [kop. Chapman 1892].

1951 *Spiroplectinata annectens* (Parker et Jones). — Hofker, Dutch Cretaceous; pars: 3-4, Fig. 3-4 (non Fig. 2).

? 1951 *Bigenerina complanata* Reuss. — Noth, Foraminiferen aus Flysch, Helvetikum und Vorlandvorkommen; pars: 34, Taf. 2 Fig. 11 (non Fig. 9-10).

non 1884 *Spiroplecta annectens*, Parker and Jones, sp. — Brady, Challenger Report: 376, Taf. 45 Fig. 22-23.

non 1893 *Spiroplecta annectens* Parker, Jones. — Egger, Gazelle: 83, Taf. 6 Fig. 46.

non 1899 *Spiroplecta annectens* Jones. — Egger, Kreidemergel der Oberbayerischen Alpen: 29, Taf. 14 Fig. 48-49.

non 1907 *Spiroplecta annectens* Jones. — Egger, Kreideschichten des westlichen bayerischen Waldes: 19, Taf. 5 Fig. 1.

non 1910 *Spiroplecta annectens* Jones. — Egger, Eybrunner Kreidemergel: 14, Taf. 5 Fig. 16.
non 1925 *Spiroplecta annectens* Parker u. Jones. — Franke, Pommersche Kreide: 13, Taf. 1 Fig. 16.
non 1926 *Spiroplecta annectens* Parker and Jones sp. — Chapman, New Zealand: 31, Taf. 8 Fig. 1.
non 1926 *Spiroplecta annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Velasco Shale: 584, Taf. 15 Fig. 4.
non 1928 *Spiroplecta annectens* Parker u. Jones. — Franke, Obere Kreide: 149, Taf. 13 Fig. 17.
non 1943 *Spiroplectinata annectens* (P. & J.). — Wick, Tertiär Hamburg: Taf. 3 Fig. 34-46, Taf. 6 Fig. 38-46, Taf. 7 Fig. 46-57, Taf. 10 Fig. 29-42.
non 1949 *Textularia annectens* Parker et Jones. — Cuvillier & Szakall, Aquitaine: 11, Taf. 5 Fig. 1.
Hypotypoide: 16 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4376-4390); 7 nicht abgebildete Populationen der Abb. 13c (SMF XXVII 4391), Abb. 19 (SMF XXVII 4392-4396), Abb. 25 (SMF XXVII 4397); 1 Population (ABH 2348).

„Diagnose": Cushman (1937: 101): „Test very elongate, early portion with chambers triserial, the test triangular in section, angles rounded, sides concave, later stages biserial, compressed, in the adult, uniserial; chambers fairly distinct in the triserial early portion, very distinct in the biserial portion, and of nearly uniform size and shape, in the uniserial portion becoming inflated and nodose; sutures of the early portion somewhat indistinct, later more distinct and depressed with a distinct angle of about 45° with the long axis of the test in the biserial portion; aperture in the adult rounded, terminal, with a distinct neck. Length up to 1·00 mm; breadth 0·25 mm."

Dieser Diagnose ist hinzuzufügen, daß das uniseriale Stadium, welches nur selten fehlt, aus 1-5 bauchigen, durch deutliche Kammerhälse getrennte Kammern besteht, die ein charakteristisches Merkmal der Art darstellen.

Beschreibung: Die freien, aus feinen Kalkkörnchen agglutinierten, etwas durchsichtigen Gehäuse sind klein, zierlich und von schmaler langgestreckter Gestalt, mit leicht matter Oberfläche. Das triseriale Stadium tritt zugunsten des abgeplatteten biserialen Stadiums zurück. Der sich wenig zu den jüngeren Kammern verbreiternde biseriale Teil besteht aus regelmäßigen rechteckig-eiförmigen Kammern, deren weißliche, schwach vertiefte Nähte schräg von der Mitte nach unten verlaufen. Das uniseriale Stadium fehlt selten. Es können bis 5 uniseriale Kammern in einer geraden Reihe in der Mittelachse oder etwas verschoben auf der letzten biserialen Kammer angebaut werden. Die bauchigen Kammern sind deutlich durch Kammerhälse voneinander getrennt. Runde Mündung am obersten Ende der Endkammer; wenn sie uniserial ist, auf einem Kammerhals.

Bemerkung: Der biseriale Teil der Gehäuse kann aus 2-15 Kammern aufgebaut sein. Die jeweilige Anzahl entspricht der Entwicklungshöhe der Individuen und kann, wie bei *Gaudryina dividens* und *G. compacta*, zu variationsstatistischen Auszählungen und Verfolgung der Phylogenie benutzt werden. Im unteren Mittel-Alb liegt das Maximum der Variationskurven bei 7-8 biserialen Kammern, im höheren Mittel-Alb bei 10-11, im Ober-Alb bei 12 (Abb. 26). Bei der Bestimmung ist zu beachten, daß die uniserialen Kammern leicht abbrechen. Es sind aber sowohl tri- und biseriale, als auch uniseriale Teilstücke zur Determinierung brauchbar.

Beziehung: *Sp. annectens* ist von den 3 anderen *Spiroplectinata*-Arten des Alb leicht zu unterscheiden. Sie ist nicht nur kleiner, schmaler und zierlicher, mit weniger biserialen Kammern und geringerer Gesamtkammerzahl (vgl. Kap. IV D), sondern vor allem durch ein gut ausgebildetes uniseriales Stadium und den relativ größeren triserialen Anfangsteil ausgezeichnet. Sehr selten kommen Varianten vor, die einen Zweifel darüber zulassen, ob sie z. B. zu *Sp. annectens* oder zu der unten neu beschriebenen *Sp. lata* gehören. Allgemein ist aber eine eindeutige Bestimmung möglich. *Sp. annectens* enthält niemals nur triseriale Varianten, wie *Sp. lata*, bei welcher außerdem das uniseriale Stadium meist fehlt und das biseriale flach und breit ist. *Sp. complanata* ist größer und breiter als *Sp. annectens*, hat einen kleinen triserialen Teil und nur 1 bis höchstens 3 uniseriale Kammern. Die ebenfalls nachfolgend beschriebene *Sp. bettenstaedti* n. sp. ist um ein Vielfaches größer als *Sp. annectens* und bildet nur sehr wenig triserial angeordnete und selten uniseriale Kammern aus.

Für die Annahme Dam's, der *Sp. annectens* als mikrosphärische und *Sp. complanata* als makrosphärische Form von *Sp. annectens* auffaßt, liegen m. E. nach nicht genügend Anhaltspunkte vor. Dam (1950: 13) erwähnt nur: „On peut distinguer une forme microsphérique et une forme megalosphérique." Die Unterschiede der beiden Formen seien bei der mikrosphärischen Form „un stade trisérié triangulaire", bei der makrosphärischen die Größe und „un proloculum plus ou moins lateral suivi d'un stade bisérié", sowie manchmal das Fehlen des uniserialen Stadiums. Da aber *Sp. complanata* über einen, wenn auch meist relativ kleineren triserialen Anfangsteil verfügt, außerdem keine Größenunterschiede der Proloculi zu erkennen sind, erscheint die Auffassung von *Sp. complanata* als makrosphärische *annectens*-Form nicht genügend begründet. Auch Hofker (1951: 3-4) nimmt eine Aufteilung der Art *annectens* in Generationen vor, wobei die Angaben im Text mit den Abbildungen (Fig. 2-4) nur teilweise übereinstimmen. Sie ist wie die Auffassung Dam's aus den gleichen Gründen abzulehnen.

Das von Noth (1951, Taf. 2 Fig. 11) unter dem Namen *Bigenerina complanata* (Reuss) abgebildete Exemplar stellt eine *Spiroplectinata*-Form dar, die zu *Sp. annectens* tendiert und vielleicht als eine Unterart im mediterranen Raum aufzufassen ist (vgl. Kap. VI). Da aber die Abbildung keine sichere Entscheidung zuläßt, wurde sie nur mit Vorbehalt in die Synonymieliste aufgenommen. Ein weiterer Fund aus Algerien wird ebenfalls unten (Kap. VI) näher besprochen; er stellt eine andere Art aus der Verwandtschaft der *Sp. annectens* dar.

Als weitere verwandte Art ist nur noch *Spiroplectinata jaekeli* (Franke 1925) aus der Oberkreide zu nennen, deren Unterschiede Hagn & Zeil (1954: 49) angeben: „Von der im Alb heimischen *S. annectens* (Parker & Jones) unterscheidet sich die Turon-Form durch die breitere, gedrungenere Gestalt sowie durch die niedrigen und breiten uniserialen Kammern, die nicht eingeschnürt sind wie bei *S. annectens*."

Vorkommen: Im gesamten nordwestdeutschen Mittel- und Ober-Alb, vereinzelt im Unter-Cenoman (Abb. 22). Franke (1928: 149) gibt ein Vorkommen im Turon und Senon an, das allen übrigen Funden von *Sp. annectens* widerspricht. Wicher (1956: 119) hat auf die Unzuverlässigkeit mancher stratigraphischer Angaben bei Franke und ihre Ursachen hingewiesen, so daß sie nicht berücksichtigt zu werden brauchen. England: Alb (Chapman 1892). Niederlande: Alb (Dam 1950). Sizilien: selten im höheren Alb.

Spiroplectinata complanata (Reuss 1860).

Taf. 1 Fig. 13, Taf. 2 Fig. 39-41, Taf. 3 Fig. 87-88.

* 1860 *Proroporus complanatus* m. — Reuss, Westfälische Kreideformation: 231, Taf. 12 Fig. 5.
• 1890 *Textularia complanata* (Reuss). — Burrows, Sherborn & Bailey, Red Chalk Yorkshire, Norfolk, Lincolnshire: 553, Taf. 8 Fig. 16.
• 1892 *Spiroplecta complanata* Reuss sp. — Chapman, Gault Folkestone III: 751, Taf. 11 Fig. 4.
• 1898 *Textularia complanata* Reuss sp. — Chapman, Gault Folkestone X: 13, Taf. 2 Fig. 7.
1925 *Spiroplecta complanata* Rss. — Franke, Pommersche Kreide: 13, Taf. 1 Fig. 17.
1928 *Spiroplecta complanata* Rss. — Franke, Obere Kreide: 150, Taf. 13 Fig. 18.
• 1929 *Spiroplecta complanata* Reuss. — Schmitt, Tonmergelgeschiebe Gault: Taf. 5 Fig. 7 (2 Exempl.).
1937 *Spiroplectinata annectens* (Parker and Jones). — Cushman, Monograph Verneuilinidae; pars: 101, Taf. 14 Fig. 12 (non Fig. 10-11).
• 1938 *Spiroplectammina* D 2. — Hecht, Unterkreide: Taf. 24 Fig. 116-117.
1950 *Spiroplectinata annectens* (Parker et Jones) 1863. — Dam, Albien Pays-Bas; pars: 13, Taf. 1 Fig. 13 (non Fig. 14).
1951 *Bigenerina complanata* Reuss. — Noth, Foraminiferen aus Flysch, Helvetikum und Vorlandvorkommen; pars: 34, Taf. 2 Fig. 9-10 (non Fig. 11).
• 1955 *Spiroplectinata* sp. sp. — Bettenstaedt & Wicher, Stratigraphic Correlation: 503, Taf. 4 Fig. 26 [kop. Hecht 1938].

Hypotypoide: 6 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4398-4403); 4 nicht abgebildete Populationen der Abb. 13c (SMF XXVII 4404), Abb. 19a-c (SMF XXVII 4405-4407); 1 Population (ABH 2349).

Diagnose: Reuss (1860: 231):
„*Proroporus* Ehrb.
Pr. complanatus m. — T. XII, F. 5. — 1·316 Millim. lang, 0·402 Millim. breit, lanzettförmig, im oberen Theile mit beinahe parallelen Seitenrändern, in der unteren Hälfte sich allmählich zur Spitze zusammenziehend, blattförmig zusammengedrückt. Kammern sehr zahlreich; jederseits 23-25, sehr niedrig, wenig schief. Näthe durch seichte schmale Furchen angedeutet. Mündung rund, auf der stumpfen Spitze der letzten Kammer. Schalenoberfläche rauh, glanzlos."

In Ergänzung der Reuss'schen Diagnose muß hinzugefügt werden, daß die Form mit einem triserialen Stadium aus wenigen, sehr kleinen Kammern beginnt und dem den Hauptanteil des Gehäuses bildenden biserialen Teil manchmal 1 oder 2 (äußerst selten 3) uniseriale Kammern folgen.

Als Typlokalität gibt Reuss (1860: 231) „Gault von Rheine" und (1863: 80) „Minimusthon von Rheine in Westphalen" an. Aus einer Flachbohrung westlich Rheine stand mir Mittel-Alb-Material zur Verfügung, das ein gut erhaltenes Exemplar der Art aus der Nähe der Typlokalität enthielt. Das Exemplar stimmt in seinem lanzettförmigen Gehäuse-Umriß und seinem stark abgeplatteten biserialen Stadium mit der Reuss'schen Abbildung 1860 überein und entspricht völlig den mir aus allen anderen Fundpunkten vorliegenden Gehäusen dieser Art. Es zeigt jedoch entgegen der Darstellung von Reuss ein winziges triseriales Stadium und 15 biseriale Kammern. Eine Kammerzahl des biserialen Stadiums von „jederseits 23-25", wie sie Reuss angibt, konnte ich auch bei anderen Exemplaren nie beobachten, so daß Reuss hier wahrscheinlich ein Irrtum unterlaufen ist.

Beschreibung: Die freien, aus feinen Kalkkörnchen agglutinierten, schwach durchsichtigen und nur wenig rauhen Gehäuse sind groß, lanzettförmig und im biserialen Teil regelmäßig aus flachen, rechteckigen, abgerundeten Kammern aufgebaut. Das wenig-kammerige triseriale Anfangsstadium tritt hinter dem abgeplatteten biserialen Teil stark zurück. Nähte des biserialen Stadiums undurchsichtig weiß, etwas schräg von der Mitte nach unten verlaufend. Uniseriale Kammern können fehlen, meist sind aber 1 oder auch 2 vorhanden; 3 uniseriale Kammern sind überaus selten. Diese Kammern sind bauchig-rund, oft unregelmäßig und durch stark eingeschnürte Nähte voneinander getrennt. Runde Mündung an der oberen Rundung der Endkammer; wenn sie uniserial ist, vorgezogen.

Bemerkung: Das biseriale Stadium der Gehäuse besteht aus 10-31 Kammern. Die Kammerzahl entspricht wie bei *Sp. annectens* der Entwicklungshöhe der Individuen und wurde zur Verfolgung der phylogenetischen Entwicklung für variationsstatistische Zählungen verwendet. Im unteren Mittel-Alb liegt das Maximum der Variationskurven bei 18, im höheren Mittel-Alb bei 20 (Abb. 26). Die Formen können seitlich leicht verbogen sein; der triseriale Anfangsteil ist häufig abgebrochen.

Noth (1951: 34) stellt die Art in die Gattung *Bigenerina* und führt in seinen „Bemerkungen" aus: „Ein spiral eingerollter Teil konnte nicht beobachtet werden, auch Reuss erwähnt nichts über einen solchen." Noth war wohl der Ansicht, daß *Spiroplectinata* durch eine Spira gekennzeichnet sei, und hat sie aus diesem Grund *Bigenerina* zugeordnet. Da die Art aber ein triseriales Anfangsstadium besitzt, ist auch eine Zuweisung zu der Gattung *Bigenerina* nicht möglich, die nur bi- und uniserial ist.

Beziehung: Mit der kleinen, schmalen *Sp. annectens*, die durch ein hoch entwickeltes uniseriales Stadium, einen relativ größeren triserialen Anfangsteil und wenig biseriale Kammern ausgezeichnet ist, kann *Sp. complanata* nicht verwechselt werden. (Über die Auffassung von *Sp. complanata* als makrosphärische Form von *Sp. annectens* siehe „Beziehung" von *Sp. annectens.*) Mehr Ähnlichkeit hat manchmal ein Teil ihrer Varianten, etwa mit der biserialen Kammerzahl 16, mit den entsprechenden Formen von *Sp. lata* n. sp. Dies erklärt sich aus dem engen genetischen Zusammenhang beider Arten. Die weitaus meisten Individuen sind aber eindeutig zu bestimmen, da weder nur triseriale oder Varianten mit wenig biserialen Kammern, noch extrem breite und flache Individuen wie bei *Sp. lata* vorkommen und bei letzterer auch uniseriale Kammern meist fehlen. Eine weitere Ähnlichkeit, besonders im Hinblick auf die Zahl der biserialen Kammern (vgl. Variationskurven), besteht mit *Sp. bettenstaedti* n. sp. Doch ist *Sp. complanata* von dieser durch die lanzettförmige Gestalt, die stets breiteren als hohen biserialen Kammern, den mehrkammerigen triserialen Anfangsteil und das häufigere Auftreten uniserialer Kammern unterschieden. Auch ist *Sp. bettenstaedti* fast immer schmaler und länger als *Sp. complanata.*

Die von Noth als *„Bigenerina complanata* Reuss" aus den Alpen beschriebene Form zeigt einige Unterschiede zu

der nordwestdeutschen Art (vgl. Kap. VI) und ist wahrscheinlich als Unterart von *Sp. complanata* im mediterranen Raum aufzufassen. Von der Aufstellung einer Subspecies wurde abgesehen, da hierzu ein größeres Material erforderlich ist.

Vorkommen: Im gesamten nordwestdeutschen Mittel- und Ober-Alb, vereinzelt im Unter-Cenoman (Abb. 22). [Nach FRANKE (1928: 150) auch im Unter-Senon; diese Angabe kann aber wohl vernachlässigt werden, vgl. „Vorkommen" von *Sp. annectens*.] Bayern: höheres Alb des Kalkalpin (Pos.-Blatt 860, Füssen). England: Alb (BURROWS, SHERBORN & BAILEY 1890, CHAPMAN 1892, 1898). Frankreich: mittleres Alb (BERTHELIN 1880). Niederlande: Alb (DAM 1950). Oberösterreich: Alb (NOTH 1951). Tirol: Mittel-Alb des Kalkalpin (Vilser Alpen; Blatt Sektion 4945/3). Vorarlberg: hohes Alb bis Unter-Cenoman (OBERHAUSER 1953). Sizilien: nicht selten im höheren Alb. Außerdem geben BETTENSTAEDT & WICHER (1955: 504) ein Vorkommen in Jugoslawien an. Bei den nicht näher bestimmten *Spiroplectinata*-Funden aus Bayern, Österreich und Jugoslawien handelt es sich wenigstens zum Teil um die vorliegende Art (vgl. Kap. VI).

Spiroplectinata bettenstaedti n. sp.

Taf. 1 Fig. 14-15, Taf. 2 Fig. 42-45, Taf. 3 Fig. 89-90.

- 1949 *Spiroplectammina* sp. cf. *complanata* (Rss.) = Sp. D 2 HECHT = Sp. 474 WICHER. — HILTERMANN, Mikropaläontolog. Arb. NW- Deutschland: Taf. 7, Fauna 4 Fig. 1.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Dr. FRANZ BETTENSTAEDT, Preußische Bergwerks- und Hütten-AG., und als Dank für Überlassung des Themas vorliegender Arbeit.

Holotypus: Gehäuse (Taf. 1 Fig. 14); Länge: 1·36 mm, Breite: 0·31 mm. — SMF XXVII 4408.

Paratypoide: 5 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4409-4413); 2 nicht abgebildete Populationen der Abb. 19d-e (SMF XXVII 4414-4415); 1 Population der seismischen Schußbohrung Lehrte 66, vgl. Kap. V B (SMF XXVII 4416); 1 Population (ABH 2350).

Locus typicus: Bohrung Georgsdorf 80 (MTB 3408, Wietmarschen), Kern 250-253 m.

Stratum typicum: Ober-Alb.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Spiroplectinata* mit äußerst kleinem triserialen Anfangsstadium und selten mit uniserialen Kammern. Gehäuse sehr lang und schmal. Biseriale Kammern regelmäßig, oval-rund, wenig breiter als hoch, manchmal etwas eingesunken.

Beschreibung: Gehäuse frei, aus feinen Kalkkörnchen agglutiniert; mit einem äußerst kleinen triserialen Anfangsstadium und darauffolgendem biserialen Stadium, das fast den gesamten Anteil des Gehäuses bildet. Uniseriale Kammern sind selten; nicht mehr als 2, meist aber nur eine. Die Form des Gehäuses ist, besonders im älteren Teil, sehr schmal und langgestreckt, zu den jüngsten Kammern hin etwas breiter werdend. Oberfläche feinkörnig rauh. Der flache biseriale Teil besteht aus regelmäßigen, eckig-gerundeten und meist ovalen Kammern, die kaum breiter als hoch und manchmal etwas eingesunken sind. Die weißlichen Suturen heben sich von den schwach durchsichtigen Kammern ab. Sie verlaufen schräg von der Mitte nach unten und bilden miteinander stumpfe Winkel. Die uniserialen Kammern sind bauchig, meist unregelmäßig mit schwachem Kammerhals und an den Nähten eingeschnürt. Runde Mündung am oberen Ende der letzten Kammer; wenn sie uniserial ist, manchmal vorgezogen.

Bemerkung: Die Anzahl der biserialen Kammern reicht von 15 bis 42. Sie entspricht der jeweiligen Entwicklungshöhe der Individuen und wurde wie bei *Sp. annectens* und *Sp. complanata* zu variationsstatistischen Untersuchungen benutzt (Abb. 26). Seltene, hochentwickelte Extremformen (s. Taf. 1 Fig. 15) veranschaulichen am besten die für die Art charakteristisch lange, schmale Gehäuseform. Trotzdem wurde als Holotypus ein Exemplar aus dem Bereich der Mittelvarianten ausgewählt. Die langen, schmalen Gehäuse sind oft seitlich verbogen und manchmal etwas gedreht; sie zerbrechen leicht, besonders im älteren Teil, so daß häufig nur Bruchstücke der Art vorliegen. Eine Bestimmung ist aber auch dann aufgrund der schmalen Gehäuse und der Kammerform möglich.

Die Art wurde bisher nur auf Faunenfotos abgebildet (HECHT 1938, Taf. 1b; WICHER 1942, Taf. 21; 41. Fossilgemeinschaft; HILTERMANN 1949, Taf. 7, Fauna 4 Fig. 1) und nur von HILTERMANN näher bezeichnet (siehe Synonymieliste).

Beziehung: *Sp. bettenstaedti* ist die größte aller bisher bekannten *Spiroplectinata*-Arten. Die schmale und lange Gehäuseform, der sehr kleine triseriale Anfangsteil und die länglich-runden, wenig breiteren als hohen Kammern des biserialen Stadiums sind charakteristische Merkmale, die sie von *Sp. annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. lata* unterscheiden. Als nächst-verwandte Art weist *Sp. complanata* eine ähnlich hohe Kammerzahl des biserialen Gehäuseteiles auf, ohne jedoch über 31 Kammern hinauszugehen (Abb. 26). *Sp. bettenstaedti* ist aber stets von ihr zu unterscheiden, da sie schlanker und viel größer ist, weniger triseriale und uniseriale Kammern ausbildet und die biserialen, manchmal etwas eingesunkenen Kammern eine mehr runde Form im Vergleich zu den flach-breiten von *Sp. complanata* haben.

Wie es bei *Sp. complanata* unwahrscheinlich ist, sie als makrosphärische Generation von *Sp. annectens* anzusehen (vgl. „Beziehung" von *Sp. annectens*), liegen keinerlei Anhaltspunkte vor, *Sp. bettenstaedti* als makrosphärische Form einer der Arten aufzufassen. Die untersuchten Proloculi zeigen keine Größenunterschiede, auch spricht ihre etwas andere stratigraphische Verbreitung gegen eine solche Annahme.

Vorkommen: In Nordwestdeutschland im Mittel- und Ober-Alb, vereinzelt im Unter-Cenoman (vgl. Abb. 22). Ihre größte Häufigkeit liegt im Gegensatz zu *Sp. annectens* und *Sp. complanata* im höheren Mittel-Alb und Ober-Alb. Die Art wurde bisher im Emsland (Typlokalität Georgsdorf) und in der weiteren Umgebung von Hannover nachgewiesen (MTB 3725, Sarstedt; nach WICHER 1942 und HILTERMANN 1949: MTB 3324, Thören; nach HECHT 1938: MTB 3325, Winsen).

Spiroplectinata lata n. sp.

Taf. 1 Fig. 9, Taf. 2 Fig. 31-35, Taf. 3 Fig. 60-76.

Derivatio nominis: latus (lat.) = breit, umfangreich, nach der sehr breiten Gehäusegestalt und der großen Variationsbreite.

Holotypus: Gehäuse (Taf. 1 Fig. 9); Länge: 0·9 mm, Breite: 0·55 mm. — SMF XXVII 4417.

Paratypoide: 21 abgebildete Gehäuse (SMF XXVII 4418-4438); 5 nicht abgebildete Populationen der Abb. 13b (SMF XXVII 4439), Abb. 15 (SMF XXVII 4440), Abb. 17-18 (SMF XXVII 4441-4443); 1 Population (ABH 2351).

Locus typicus: Bohrung Georgsdorf 26 (MTB 3408, Wietmarschen), Kern 245·9-247·9 m.

Stratum typicum: Unteres Mittel-Alb.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Spiroplectinata* mit sehr großer Variationsbreite. Sie enthält meist triseriale Individuen, wie sie bei *Gaudryina dividens* auftreten, tri- und biseriale Gehäuse mit wenigen bis zahlreichen biserialen, flachen und breiten Kammern bis hoch entwickelte, sehr breite Varianten, die im Umriß fast ein spitzwinkliges Dreieck bilden. Uniseriale Kammern fehlen fast stets.

Beschreibung: Gehäuse frei, aus Kalkkörnchen agglutiniert; Oberfläche leicht rauh. Die Variationsbreite der Art reicht von nur triserialen Exemplaren, die jedoch auch fehlen können, mit kontinuierlichen Übergängen bis zu Individuen mit triserialem und vielkammerigem (bis 25 Kammern) biserialen Stadium. Bei den tri- und biserialen Formen nimmt der triseriale Teil, je nach der Ausbildung des biserialen Stadiums, bei weniger biserialen Kammern einen größeren oder bei mehr biserialen Kammern einen kleineren Anteil des Gehäuses ein. Uniseriale Kammern fehlen im allgemeinen. Die nur triserialen Varianten sind von denen der *Gaudryina dividens* kaum zu unterscheiden; manchmal sind sie kleiner. Ihre Gestalt ist pyramidenförmig, nicht sehr spitz, mit schmalen, abgerundeten Kanten und stärker eingedellten Seitenflächen. Die Kanten sind an den Kammergrenzen eingekerbt. Nähte von der Mitte schräg nach unten verlaufend, im älteren Teil oft undeutlich. Kammern immer breiter als hoch. Die Individuen mit wenig biserialen Kammern lassen sich von den entsprechenden der *G. dividens* unterscheiden; ihre biserialen Kammern sind allgemein flacher und breiter. Gehäuse mit vielen biserialen Kammern haben eine sehr flache und, besonders bei den jüngsten Kammern, sehr breite Gestalt, sie können im Umriß fast ein spitzwinkliges Dreieck bilden; manchmal sind sie etwas uhrglasförmig gebogen. Die biserialen Kammern sind immer viel breiter als hoch, die Nähte verlaufen schräg von der Mitte nach unten und bilden miteinander sehr stumpfe Winkel. Die runde Mündung am obersten Ende der letzten Kammer kann bei den vielkammerigen breiten Varianten auch länglich-oval sein.

Bemerkung: *Sp. lata* ist im Unter-Alb aus *Gaudryina dividens* hervorgegangen und stellt die älteste *Spiroplectinata*-Art dar, aus der sich die übrigen, stratigraphisch folgenden Arten der Gattung *Spiroplectinata* entwickelt haben (vgl. Kap. IV C und VII B). Mit ihrer sie kennzeichnenden großen Variationsbreite umfaßt sie stark voneinander abweichende Gehäuseformen, die die Merkmale von 4 Gattungen aufweisen *(Tritaxia, Gaudryina, Gaudryinella* (selten), *Spiroplectinata).* Trotzdem stellen diese Varianten nur eine einzige Art dar, da sie durch alle Übergänge miteinander verbunden sind (vgl. Variationskurven). Die Art ist allgemein sehr individuenreich. Die tri- und biserialen Exemplare zeigen 1-25 biseriale Kammern, die wie bei den übrigen Arten variationsstatistischen Untersuchungen zugrundegelegt wurden. Als Holotypus wurde ein besonders breites Gehäuse ausgewählt, um ein sehr wesentliches Merkmal der Art hervorzuheben.

Beziehung: Das Vorkommen nur triserialer Varianten in der Variationsbreite dieser ältesten *Spiroplectinata*-Art dokumentiert ihre nahe Verwandtschaft zur Gattung *Gaudryina.* Trotz der Schwierigkeit, diese Individuen von den entsprechenden von *G. dividens* zu unterscheiden, ist *Sp. lata* eine in sich geschlossene Art, die wegen des flachen biserialen Stadiums der Gattung *Spiroplectinata* zuzuordnen ist. Die ungewöhnlich große Variationsbreite ist das Hauptunterscheidungsmerkmal zu den übrigen *Spiroplectinata*-Arten. Dazu kommt die sehr flache und breite Ausbildung des biserialen Stadiums und das sehr seltene Vorkommen von uniserialen Kammern. Mit *Sp. bettenstaedti* ist keine Verwechslung möglich. Als nächst-verwandte Art ist *Sp. complanata* anzusehen. Manche Varianten, z. B. die mit etwa 16 biserialen Kammern, lassen sich oft schwer einer der beiden Arten zuweisen. Die biserialen Kammern von *Sp. lata* sind aber im allgemeinen breiter und die Winkel der Nähte stumpfer als bei *Sp. complanata.* Wenn Individuen aus der ganzen Variationsbreite vorliegen, lassen sich beide Arten jedoch ohne weiteres bestimmen (bei *Sp. complanata* lanzettförmiger Umriß und Auftreten von uniserialen Kammern, bei *Sp. lata* triseriale Varianten auf der einen Seite und sehr flache, breite, fast spitzwinklig dreieckige Gehäuse, meist ohne uniseriale Kammern, auf der anderen). *Sp. annectens* ist in ihrer typischen Ausbildung (klein, schmal, gut entwickeltes uniseriales Stadium) von *Sp. lata* sehr verschieden. Es gibt aber manchmal (Abb. 18) bei *Sp. lata* Varianten mit etwa 5-10 biserialen Kammern, die eine schmale *annectens*-Form haben, meistens jedoch ohne uniseriale Kammern. Daraus geht der enge genetische Zusammenhang zwischen beiden Arten hervor. Damit stellt *Sp. lata* ebenso wie für *Sp. complanata* die Ausgangsart von *Sp. annectens* dar.

Vorkommen: In Nordwestdeutschland vereinzelt in *schrammeni-, tardefurcata-* und *regularis*-Zone des Unter-Alb, häufig an der Grenze Unter-/Mittel-Alb und im unteren Mittel-Alb (Abb. 22). Daß auch diese bisher unbekannte, für stratigraphische Bestimmungen brauchbare Art im gesamten Raum von Nordwestdeutschland vorkommt, zeigen die Funde (Abb. 1, 2) in Bohrungen N Braunschweig und E Hannover (Blumenhagen), in der Ziegelei Altwarmbüchen (NE Hannover), im Emsland (Georgsdorf, Adorf, Hebelermeer) und in Ostfriesland (Etzel).

III. Paläogeographie und Ökologie.

Der Lebensraum der behandelten Formen ist in zweierlei Hinsicht zu charakterisieren: einmal in seiner räumlich-horizontalen und zeitlich-vertikalen Ausdehnung, zum anderen in seiner biologischen Bedeutung.

A. Raum und Zeit.

In Nordwestdeutschland ist die Unterkreide in größerer Mächtigkeit nur im Niedersächsischen Becken abgelagert worden, das sich von der Braunschweiger Bucht im E bis zum Emsland im W erstreckte. Die Unterkreide erreicht dort Mächtigkeiten bis maximal 1800 m, so daß man mit einer vollständigen und kontinuierlichen Sedimentation rechnen kann. Nördlich des Niedersächsischen Beckens schließt sich die Pompeckj'sche Scholle an, in der die Unterkreide weitgehend reduziert und teilweise lückenhaft ausgebildet ist (Riedel 1938, 1941; Haack 1939). Den großen Unterkreide-Mächtigkeiten im Niedersächsischen Becken entsprechen auch die größten Apt-Mächtigkeiten im Raum Hannover-Braunschweig (Braunschweiger Bucht) und im Emsland. Die Pompeckj'sche Scholle ist dagegen durch sehr geringe Mächtigkeiten des Apt (meist 1-25 m) gekennzeichnet (Abb. 1).

Auf der Pompeckj'schen Scholle können in den punktierten Alb-Flächen (Abb. 1) innerhalb der Umgrenzung des Apt-Meeres Sedimente des Apt entweder niemals abgelagert oder später durch das transgredierende Alb wieder abgetragen worden sein. Im ersteren Fall würden diese Flächen größere Inseln oder Untiefen darstellen. Zu ähnlichen Vorstellungen eines Meeres, das „durch viele Inseln gegliedert war", kommt auch Seitz (1949: 142) aufgrund der Erzvorkommen im Unter-Hauterive und Ober-Apt in Salzgitter und auf der Pompeckj'schen Scholle. Isolierte Vorkommen von geringmächtigem Apt innerhalb der punktierten Alb-Flächen sprechen aber dafür, daß auch diese vom Apt-Meer überflutet waren und deren Sedimente durch lokale tektonische Hebung in den Bereich der Erosion gelangten (Roll 1949: 78, Seitz 1949: 142).

Eine Entscheidung für eine dieser beiden Möglichkeiten kann nicht getroffen werden; es ist aber zu vermuten, daß eventuell vorhandene Inseln im Apt-Meer mit Salzstockdurchbrüchen in Zusammenhang stehen (Roll 1949: 78). Man darf sich daher das Apt-Meer als einen geschlossenen Meeresraum vorstellen, der nur von kleineren Inseln oder Untiefen unterbrochen war. Nach der Verbreitung von *Gaudryina dividens* stellte dieses ± einheitliche Meeresbecken den Lebensraum dieser Art dar. (Dasselbe gilt für die *Spiroplectinata*-Arten in dem ausgedehnteren Mittel-Alb-Meer.) Daß die heutige Verbreitung der Ober-Apt-Sedimente ungefähr die Ausdehnung des damaligen Meeres widerspiegelt und die in Abb. 1 dargestellte Umgrenzung etwa der Küstenlinie entspricht, geht aus stärker sandigen, glaukonit- oder erzführenden Sedimenten hervor, die am Rande der heutigen Ober-Apt-Verbreitung auf Küstennähe schließen lassen [z. B. glaukonitreicher Rothenberg-Sandstein im Emsland nach Wolburg (1954), Osning-Sandsteinfazies S Osnabrück nach Keller (1953), küstennahe Eisenerzfazies in Salzgitter nach Seitz & Kolbe (1951) und Kolbe (1957)].

Die Existenzdauer von *Gaudryina dividens* im nordwestdeutschen Ober-Apt kann nach der Mächtigkeit seiner Sedimente abgeschätzt werden. Die Gesamtmächtigkeit der Unterkreide im Niedersächsischen Bekken wurde mit etwa 1000 m (Breyer & Lögters 1949: 261, Seitz 1949: 141) bzw. 1400 m (ohne Wealden) von Bettenstaedt (1952: 290) angegeben, ist jedoch nach mündlicher Mitteilung von Dr. A. Schuster aufgrund von neueren Bohraufschlüssen auf über 1500 m zu veranschlagen. Dazu ist nach Wolburg (1950: 164) noch ein Teil des Wealden (Oberer Wealden 3b-6) zuzurechnen.

Damit beträgt die maximale Mächtigkeit der Unterkreide im Niedersächsischen Becken annähernd 1800 m. Um möglichst genaue Zahlen für die einzelnen Formationen zu erhalten, werden die Daten von Georgsdorf zugrundegelegt, die sich auf Dollbergen übertragen lassen. In Georgsdorf ist die marine Unterkreide etwa 1500 m mächtig, der Obere Wealden (3b-6) rund 275 m, somit die gesamte Unterkreide etwa 1775 m. Davon entfallen (nach mündlicher Mitteilung von Dr. A. Schuster) auf:

Ober-Alb	105 m
Mittel-Alb	180 m
Unter-Alb	195 m
Ober-Apt	110 m.

Nach Altersbestimmungen an radioaktiven Mineralien (Simon 1948, 1953) ist für die Kreide-Zeit mit einer Dauer von 70-80 Mill. Jahren zu rechnen. In der älteren Arbeit (1948: 74) gibt Simon an 80 Mill. Jahre (30 Jahrmill. für die Unterkreide, 50 Jahrmill. für die Oberkreide), in der jüngeren (1953: 77) jedoch nur 70 Mill. Jahre. Da die Arbeit 1953 die neuesten gesicherten Ergebnisse der Uran-Datierungen wiedergibt, allerdings ohne Unterteilung in Unter- und Oberkreide, ist es berechtigt, für das Alter der Unterkreide rund 25 Mill. Jahre anzusetzen. Damit erhalten wir bei einer Sedimentmächtigkeit von etwa 1775 m eine Zeit von annähernd 14 000 Jahren für 1 m Sediment. Diese Zahl ist nur als Durchschnitt zu verstehen, da die Sedimentation sicher nicht zu allen Zeiten gleichmäßig und kontinuierlich erfolgt ist, sondern Beschleunigungen und Verzögerungen erfuhr, die bis zu Sedimentations-Unterbrechungen und kleinen Schichtlücken führten. Immerhin ist bei dem ungefähr 110 m mächtigen Ober-Apt mit einer Zeitspanne von etwa 1·5 Mill. Jahren zu rechnen, in der die Entwicklung von *Gaudryina* fast lückenlos zu verfolgen ist.

Abb. 1. Paläogeographische Karte des Apt und Alb in Nordwestdeutschland. Zusammengestellt nach Ernst (1927), Brinkmann (1937, 1948), Kumm (1937), Riedel (1938, 1941), Haack (1939), Kölbel (1944, 1956), Roll (1949), Seitz & Kolbe (1951), Wolburg (1952, 1954), Keller (1953), Koch (1953) und mündl. Angaben von Dr. F. Bettenstaedt und Dr. A. Schuster. Zugrunde gelegt wurde die Geotektonische Karte von Nordwestdeutschland, 1 : 100 000 (bearbeitet vom Geologischen Landesamt, Hannover 1945-1946).

a: Transgredierendes Alb (Apt und tiefere Schichten fehlen);
b: Apt 1-25 m mächtig, z. T. in Flachwasser- oder Küstenfazies;
c: Apt 26-75 m mächtig;
d: Apt 76 bis über 200 m mächtig;
e: Vermutliche Ausdehnung des Apt-Meeres;
f: Ungefähre Begrenzung des Alb-Meeres.

Die Darstellung ist stellenweise vereinfacht, da das Apt, besonders in den Gebieten geringer Mächtigkeiten, auf kurze Entfernung anschwellen oder auskeilen kann (vgl. Wolburg 1954). Die Mächtigkeit des Ober-Apt beträgt im allgemeinen $^2/_3$ bis $^3/_4$ der Gesamtmächtigkeit des Apt.
Wie im Text näher erläutert, sind auch die punktierten Flächen (Signatur a) innerhalb der Apt-Meeresumgrenzung wahrscheinlich zum größten Teil vom Apt-Meer überflutet gewesen und die dort heute fehlenden Sedimente später durch das transgredierende Alb abgetragen und zerstört worden. Die Umgrenzung (Signatur e) entspricht ungefähr der damaligen Küstenlinie, da viele Apt-Vorkommen, besonders im Süden, schon Flachwasser- und Küstenfazies zeigen (vgl. Text).
Das Alb-Meer hatte eine größere Verbreitung (Signatur f), besonders die Transgression des Mittel-Alb. Die Meeresausdehnung geht noch über den Rahmen der Abbildung hinaus zu einer südlichen Ausbuchtung (Brinkmann 1948: 210) und ferner besonders weit nach Osten (Kölbel 1956: 11). Von einer Darstellung der Alb-Mächtigkeiten, die im Durchschnitt dreimal so hoch sind wie die des Apt, wurde abgesehen. Einen „Darstellungsversuch der Paläogeographie des Alb" hat Roll (1949: 79, Abb. 6) veröffentlicht.
Folgende Fundorte sind durch Zahlen gekennzeichnet:

1: Rheine; Typlokalität für *Spiroplectinata complanata* (Reuss 1860).
2: Ölfeld Georgsdorf; Typlokalität für *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp. und *Sp. lata* n. sp. Außerdem Vorkommen von *Gaudryina richteri, G. dividens, Sp. annectens* und *Sp. complanata.*
3: Ölfeld Adorf; Vorkommen von *Gaudryina dividens, Spiroplectinata annectens, Sp. complanata* und *Sp. lata.*
4: Bohrung Hebelermeer 4; Vorkommen von *Spiroplectinata lata.*
5: Ölfeld Etzel; Vorkommen von *Spiroplectinata lata* und *Gaudryina dividens.*
6: Bohrung Grevenhorst 3; Vorkommen von *Gaudryina richteri.*
7: Bohrung Bramstedt 1; Vorkommen von *Gaudryina dividens.*
8: Bohrung Dollbergen 1007; Typlokalität für *Gaudryina dividens* n. sp.
9: Salzgitter; küstennahe Erzfazies.

Rund weitere 5·5 Mill. Jahre sind für Unter-Alb, Mittel-Alb und unteres Ober-Alb anzusetzen, in denen sich die Entwicklung von *Gaudryina* zu *Spiroplectinata* vollzogen und letztere Gattung (im Mittel-Alb) ihren Höhepunkt erreicht hat. Dieser große Zeitraum von insgesamt 7 Mill. Jahren läßt den Vorteil phylogenetischer Untersuchungen an fossilem Material gegenüber dem rezenten deutlich werden.

Da das stete Ausgreifen des Kreidemeeres, besonders im Apt und Alb (Brinkmann 1948: 20), einen Austausch der marinen Organismen mit sich brachte, finden wir die Gattungen *Gaudryina* und *Spiroplectinata* nicht nur in Nordwestdeutschland, sondern auch im mediterranen Raum, wo sie meist Unterarten oder nahe verwandte Arten ausbildeten (vgl. Kap. VI).

B. Ökologie.

Ökologische und biologische Daten über *Gaudryina* und *Spiroplectinata* sind nur wenig bekannt. Man darf aber annehmen, daß mindestens die *Gaudryina*-Arten zu den Schlammbewohnern zählen (Pratje 1940, I d: 22; H. Schmidt 1953: 127). H. Schmidt (1935: 134) rechnet allgemein die Foraminiferen zu den Bewohnern des lockeren schlammigen Meeresgrundes mit verhältnismäßig geringem Sauerstoffgehalt. Nach Deecke (1914: 33) findet sich *Textularia,* eine der *Gaudryina* verwandte Sandschaler-Gattung, auf schlammigen, an organischer Substanz reichen Meeresböden ab 20 m Tiefe. Auf jeden Fall leben diese Formen b e n t h o n i s c h, da sie als Agglutinantia zum Aufbau ihrer Schalen Sand- und Kalkkörner des Meeresbodens benötigen.

Einige ökologische Rückschlüsse erlaubt die reiche Begleitfauna des nordwestdeutschen O b e r - A p t, die in den Schlämmrückständen der Mergelproben regelmäßig zusammen mit *Gaudryina dividens* auftritt. Mit verschiedenen dieser benthonischen Arten muß sie, im gleichen Biotop lebend, im Konkurrenzkampf gestanden haben. Ausgenommen ist die stellenweise sehr häufige *Globigerina infracretacea* Glaessner, die planktonisch lebte. Aus folgenden Foraminiferen- und Ostracoden-Arten setzt sich die Ober-Apt-Mikrofauna hauptsächlich zusammen:

Rhizammina indivisa Brady
Ammodiscus gaultinus Berthelin
Haplophragmoides neocomiana (Chapman)
Textularia foeda Reuss

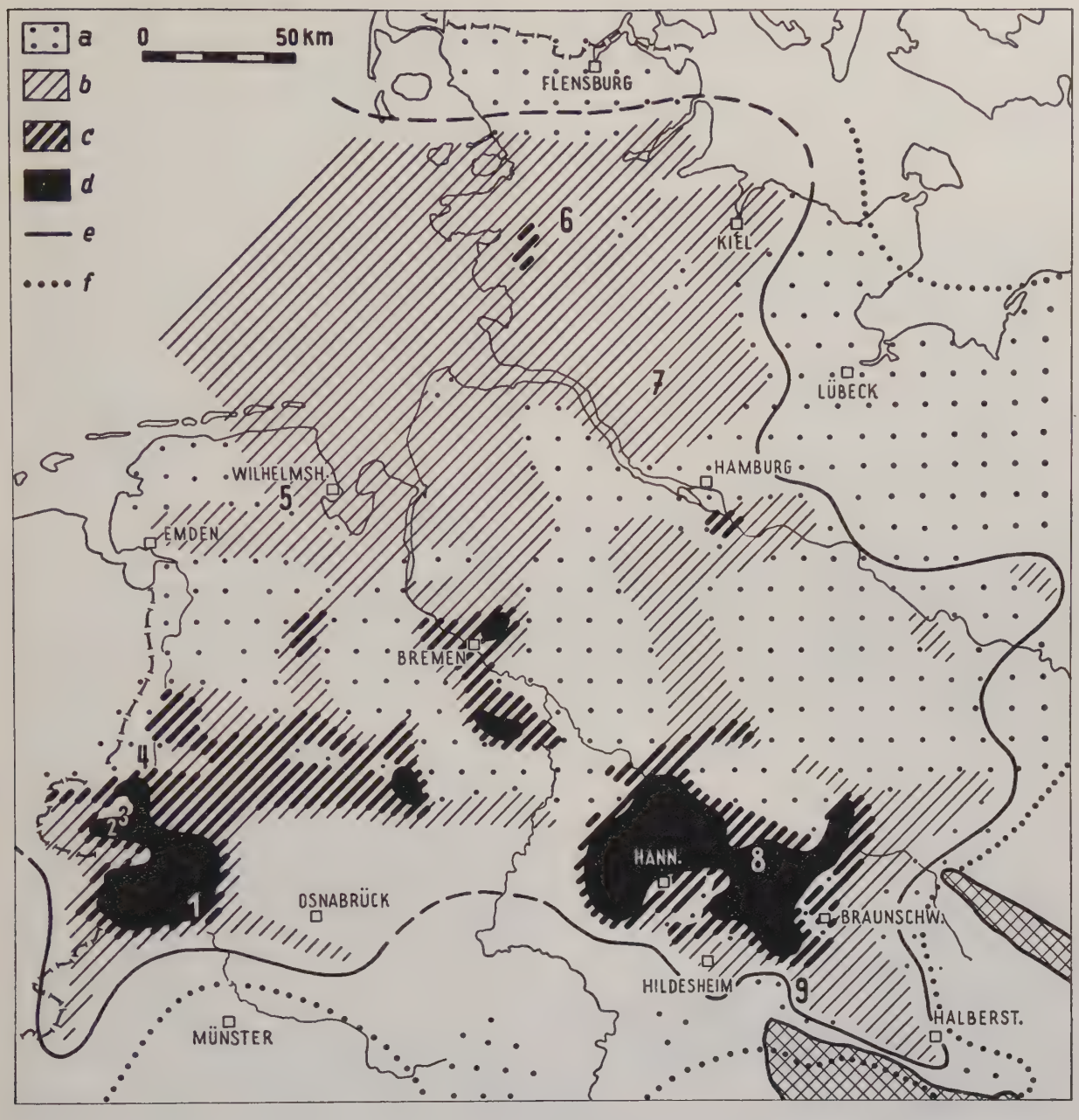


Abb. 1

Verneuilinoides subfiliformis Bartenstein
Gaudryina dividens n. sp.
Marssonella cf. *trochus* (Orbigny)
Lenticulina gaultina (Berthelin)
Lenticulina (Astacolus) cf. *schloenbachi* (Reuss)
Lenticulina (Saracenaria) spinosa (Eichenberg)
Lenticulina (Saracenaria) bononiensis (Berthelin)
Dentalina distincta Reuss
Dentalina soluta Reuss
Dentalina oligostegia Reuss
Dentalina communis Orbigny
Vaginulina aptiensis Eichenberg
Vaginulina strigillata Reuss
Citharina acuminata (Reuss) (selten)
Ramulina spandeli Paalzow
Valvulineria gracillima Dam
Gavelinella sp. (*Anomalina* D 10 Hecht)
Epistomina spinulifera polypioides (Eichenberg) (selten)
Globigerina infracretacea Glaessner
Globorotalites bartensteini aptiensis Bettenstaedt (meist selten)
Protocythere tricostata Triebel

Die sandschaligen Foraminiferen (außer *G. dividens*) können gelegentlich bis 50% der Mikrofauna ausmachen und dominieren nur lagenweise im höchsten Ober-Apt nach der Grenze Apt/Alb zu. In der Regel herrschen Kalkschaler vor, darunter besonders Lagenidae. Außer großwüchsigen Lenticulinen können Dentalinen ein Häufigkeitsmaximum an Arten und Individuen im

Ober-Apt erreichen. Faunenabbildungen aus dem nordwestdeutschen Ober-Apt sind zu finden bei EICHENBERG (1935b, Taf. 5), HECHT (1938, Taf. 5, 6) und WICHER (1942, Taf. 19; 38. Fossilgemeinschaft).

Eine noch größere Artenzahl an Kalkschalern führt das Mittel-Alb, mit denen die Gattung *Spiroplectinata* vergesellschaftet ist. Die wichtigsten Arten sind:

Rhizammina indivisa BRADY
Ammodiscus gaultinus BERTHELIN
Haplophragmoides neocomiana (CHAPMAN)
Textularia foeda REUSS
Tritaxia pyramidata REUSS
Spiroplectinata lata n. sp.
Spiroplectinata annectens (PARKER & JONES)
Spiroplectinata complanata (REUSS)
Spiroplectinata bettenstaedti n. sp.
Arenobulimina preslii (REUSS)
Marssonella cf. *trochus* (ORBIGNY)
Dorothia filiformis (BERTHELIN)
Dorothia gradata (BERTHELIN)
Lenticulina gaultina (BERTHELIN)
Lenticulina sternalis (BERTHELIN)
Lenticulina dubiensis (BERTHELIN)
Lenticulina (Saracenaria) bononiensis (BERTHELIN)
Dentalina legumen REUSS
Dentalina linearis (ROEMER)
Dentalina paupercula REUSS
Tristix excavata (REUSS)
Vaginulina gaultina BERTHELIN
Vaginulina truncata REUSS
Vaginulina recta REUSS
Vaginulina arguta REUSS
Vaginulina biochei BERTHELIN
Frondicularia ungeri REUSS
Frondicularia loryi BERTHELIN
Flabellinella didyma (BERTHELIN)
Flabellinella karreri (BERTHELIN)
Pleurostomella obtusa BERTHELIN
Valvulineria gracillima DAM
Gavelinella intermedia (BERTHELIN)
Gavelinella berthelini (DAM)
Gavelinella rudis (REUSS)
Epistomina spinulifera polypioides (EICHENBERG) (selten)
Globigerina infracretacea GLAESSNER
Protocythere tricostata TRIEBEL
Protocythere consobrina TRIEBEL
Cythereis bonnemai TRIEBEL

Foraminiferen-Faunen des Mittel-Alb bilden ab HECHT (1938, Taf. 1) und WICHER (1942, Taf. 20; 40. Fossilgemeinschaft, Taf. 21; 41. Fossilgemeinschaft).

Das Ober-Alb führt ebenso zahlreiche kalkschalige Foraminiferen wie das Mittel-Alb, z. T. auch die gleichen Arten. Sandschalige Foraminiferen treten fast völlig zurück. Stratigraphisch wichtig ist *Sigmoilina antiqua* (FRANKE), die im höheren Mittel-Alb einsetzt und für Ober-Alb kennzeichnend ist. Auch dort tritt *Spiroplectinata* auf, wenn auch nicht so häufig wie im Mittel-Alb (Faunenfotos siehe WICHER 1942, Taf. 21; 42. Fossilgemeinschaft, Taf. 22; 43. Fossilgemeinschaft; HILTERMANN 1949, Taf. 7, Fauna 4).

Aus diesen Vergesellschaftungen geht hervor, daß *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata* ähnliche Biotope bevorzugten wie die genannten kalkschaligen Foraminiferen. Für tertiäre Kalkschaler kommt BETTENSTAEDT (1949: 155) zu dem Schluß, daß „normale Mikrofaunen" — darunter sind vor allem reiche Faunen mariner kalkschaliger Kleinforaminiferen zu verstehen — in Gebieten auftreten, „die von der damaligen Küste mindestens 30-50 km entfernt waren". Auch in der Unterkreide werden in sandigen küstennahen Sedimenten des Apt und Alb nur wenige Arten und Individuen an Kalkschalern und kaum noch *Gaudryina* oder *Spiroplectinata* beobachtet. Nach BETTENSTAEDT (1949: 156) findet sich im küstennahen Gebiet des Ober-Apt (Salzgitter) „fast die gleiche Sandschalerfauna wie im Unter-Alb", also kaum kalkschalige Formen. Für diese Arten gilt, daß sie am individuenreichsten in feinsandigen kalkigen Tonen oder Mergeln auftreten (DEECKE 1914, BARTENSTEIN & BRAND 1937: 104). Schon eine schwache, mit dem bloßen Auge kaum wahrnehmbare Zunahme des Feinsandgehalts kann zu einer Verarmung der Mikrofauna führen. Die Arten haben also innerhalb des gesamten Meeresbeckens (Abb. 1) in erster Linie die stilleren, strömungsarmen und küstenferneren Meeresteile besiedelt.

Diese Vorstellung kann durch den oben angegebenen Wert von etwa 14 000 Jahren für die Bildung von 1 m Sediment bestätigt werden. Danach waren für die Ablagerung einer 1 mm dünnen Schicht 14 Jahre erforderlich. Da marine Ablagerungen in frischem Zustand 1/3 bis 3/4 Wasser enthalten (BRINKMANN 1940: 69), das durch den Druck der später abgelagerten Sedimente fast vollständig ausgepreßt wird, entspricht 1 mm eines heutigen festen Tonsteins bis 4 mm des damaligen lockeren Meeresschlammes. Es handelt sich also um eine sehr langsame Sedimentation, bei der nur noch die feinste Ton-Suspension abgelagert werden konnte. Auf diesen stillen, strömungsarmen schlammigen Meeresböden haben sich Kalkschaler, *Gaudryina* und *Spiroplectinata* am reichsten entfaltet. Außerdem ergibt sich daraus, daß für diese Foraminiferen ein großer Teil der Nahrung wahrscheinlich nicht von der weit entfernten Küste herangeführt wurde, sondern aus niedersinkendem Plankton besteht; nach DOFLEIN-REICHENOW (1952: 739) z. B. aus „Diatomeen, Algen, allerlei Protozoen und kleinen Metazoen (Copepoden, Larven usw.)" (vgl. auch BOLTOVSKOY 1954: 206). Vielfach wird auch Bodenschlick aufgenommen.

In diesem Zusammenhang ist die auffallende Kleinwüchsigkeit von *G. dividens* sowie ihrer Begleitfauna im Ober-Apt der Bohrung Etzel 17 (MTB 2513, Neustadtgödens) und der Tongrube Kipphut (MTB 3725, Sarstedt) zu erwähnen. Die Bohrung des Ölfeldes Etzel (Abb. 1) liegt auf der POMPECKJ'schen Scholle — das Apt ist dort nur 11 m mächtig —, der Aufschluß Kipphut (Abb. 2) in einem küstennahen Gebiet, in dem die Apt-Mächtigkeiten (vorwiegend Ober-Apt) bis auf etwa 3 m reduziert sind (vgl. DIETZ, HILTERMANN & SCHMID 1958: 333; „Kipphut" dort als Tongrube der Sarstedter Dachsteinfabrik Otto GOTT bezeichnet). Die geringen Mächtigkeiten sowie Brauneisenooide, die in den Ober-Apt-Mergeln der Bohrung Etzel 17 stellenweise vorkommen, deuten auf flacheres Wasser. Für eine Erklärung der Kleinwüchsigkeit von *Gaudryina* kommen verschiedene Faktoren infrage, z. B. geringe Wassertiefe, Bodenbeschaffenheit, Strömung, ungünstige Temperatur, Brackwassereinflüsse, lebensfeindliche anorganische Lösungen o. dgl. BOLTOVSKOY (1954: 207), der die Gründe für die Kleinwüchsigkeit rezenter Foraminiferen des patagoni-

schen Schelfs untersuchte, nimmt an, daß sich schlechte Ernährung „für die meisten Arten zuallererst in der Verkleinerung" der Schale auswirke. Es erscheint jedoch fraglich, ob unter den zahlreichen möglichen Faktoren die Kleinwüchsigkeit allein auf schlechte Ernährungsbedingungen zurückgeführt werden darf. Im vorliegenden Fall läßt sich nur ein Zusammenhang zwischen Kleinwüchsigkeit und Küstennähe bzw. Flachwasser erkennen. Damit wird noch einmal bestätigt, daß die küstenferneren Meeresteile den Arten die am meisten zusagenden Lebensbedingungen boten.

Ein wechselndes Auftreten von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* ist auch im zeitlichen Ablauf vom Ober-Apt bis Ober-Alb zu beobachten. Während *Gaudryina* im Ober-Apt und *Spiroplectinata* im Mittel-Alb häufig ist, treten ihre Übergangsformen im Unter-Alb nur selten auf. Dies steht sicher mit den völlig abweichenden ökologischen Verhältnissen des Unter-Alb in Zusammenhang, die sich in dem Vorherrschen agglutinierender Foraminiferen (und zwar anderer Gattungen als *Gaudryina* oder *Spiroplectinata)* und dem starken Zurücktreten kalkschaliger Foraminiferen im Faunenbild bemerkbar machen (vgl. Faunenabbildungen des Unter-Alb bei Hecht 1938, Taf. 2-4; Wicher 1942: 66 und Taf. 20; 39. Fossilgemeinschaft; Hiltermann 1949, Taf. 7, Fauna 3). Da zu dieser Zeit andere Sandschaler-Gattungen *(Rhizammina, Reophax, Ammodiscus, Haplophragmoides, Ammobaculites, Textularia, Verneuilinoides, Marssonella* u. a.) dominieren, müssen die ökologischen Ansprüche von *Gaudryina* und *Spiroplectinata,* wie bereits oben gesagt, mehr denen der kalkschaligen Foraminiferen ähneln, mit denen sie vergesellschaftet sind, als denen der Unter-Alb-Gattungen. Daß diese Gattungen mit meist denselben Arten auch im höheren Ober-Apt und tieferen Mittel-Alb untergeordnet vorhanden sind, ändert nichts an dieser Beziehung, da hier nur das Vorherrschen der einzelnen Gattungen im Faunenbild betrachtet wird. Derselbe Zusammenhang wird auch durch folgende Beobachtungen deutlich:

1. *Gaudryina richteri* tritt im Ober-Hauterive in Kalkschaler-Faunen auf.
2. Die seltenen Funde von *Gaudryina*-Formen im nordwestdeutschen Unter-Alb sind mit Kalkschalern vergesellschaftet, die lagenweise vereinzelt auch im Unter-Alb vorkommen (Bohrungen Adorf 1 und Georgsdorf 77).
3. Das Unter-Alb des Helvetikum (Rehkogelgraben), in dem *G. compacta* sehr individuenreich ist, führt als Begleitfauna zum größten Teil kalkschalige Foraminiferen.

Die Sedimente des Ober-Alb, Mittel-Alb, Ober-Apt, Ober-Hauterive und des helvetischen Unter-Alb mit reichen Kalkschalerfaunen sind fast immer mergelig bis kalkig ausgebildet, während das nordwestdeutsche Unter-Alb meist aus schwarzgrauen, kalkarmen und pyritführenden Tonen besteht. Dadurch kann auch erklärt werden, daß bisher keine Zwischenformen von *Gaudryina richteri* (Ober-Hauterive) und *G. dividens* (Ober-Apt) im Barrême bis Unter-Apt gefunden wurden, da diese Schichten, ähnlich wie das Unter-Alb, meist aus dunkelgrauen, pyritreichen und kalkarmen Tonsteinen bestehen (vgl. Bettenstaedt 1952: 289).

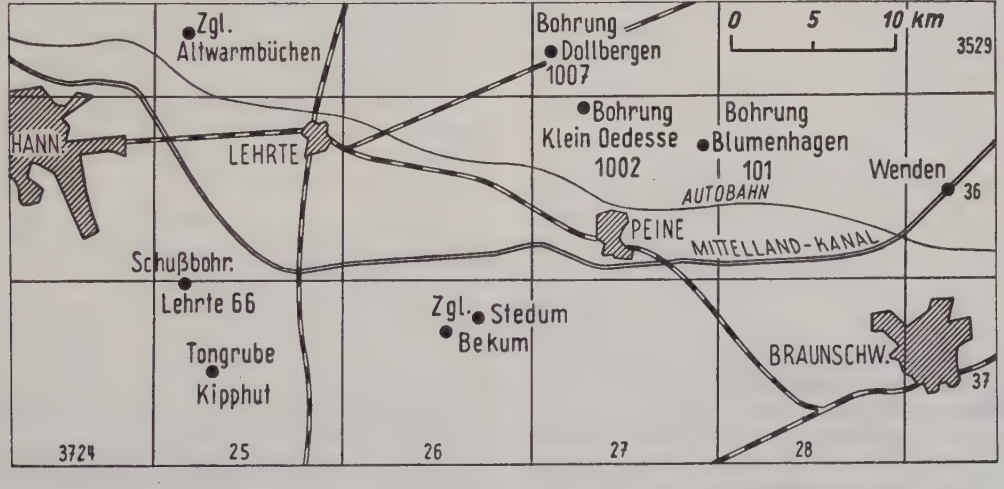


Abb. 2. Lageplan einiger Fundpunkte der untersuchten Proben zwischen Hannover und Braunschweig. Gradnetz: Meßtischblatt-Einteilung.

Ziegelei Altwarmbüchen: Funde von *Leymeriella tardefurcata tardefurcata* (Leymerie) und *Spiroplectinata lata* n. sp. aus dem Unter-Alb (*tardefurcata*-Zone).

Bohrung Dollbergen 1007: Typlokalität für *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem Ober-Apt.

Bohrung Klein Oedesse 1002: Typlokalität für *Gaudryina richteri* n. sp. aus dem Ober-Hauterive (*seeleyi*-Zone).

Bohrung Blumenhagen 101: Funde von *Spiroplectinata lata* n. sp. aus dem Unter-Alb (*tardefurcata*-Zone).

Wenden (Aufschluß beim Bau des Mittelland-Kanals): Funde von *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem unteren Ober-Apt (*clava*-Zone).

Schußbohrung Lehrte 66: Funde von *Spiroplectinata annectens* (Parker & Jones) und *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp. aus dem höheren Mittel-Alb.

Tongrube Kipphut: Sehr kleinwüchsige Exemplare von *Gaudryina dividens* n. sp. bei stark reduzierten Ober-Apt-Schichten.

Ziegelei Bekum: Funde von *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem Ober-Apt.

Ziegelei Stedum: Funde von *Gaudryina dividens* n. sp. aus dem Unter-Alb.

Jedenfalls ist ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen kalkschaligen Foraminiferen, *Gaudryina* und *Spiroplectinata* auf der einen Seite und dem Kalkgehalt der Sedimente auf der anderen Seite zu beobachten. Genau die gleiche Beziehung zwischen Kalkschalern und Kalkgehalt stellte BETTENSTAEDT (1949) auch im unteren Paleozän, Unter-Eozän 3, Ober-Eozän und Mittel-Oligozän Nordwestdeutschlands fest.

Um diesen Zusammenhang weiter zu verfolgen, wurde die Schalensubstanz der behandelten Formen untersucht. Die Gehäuse der *Gaudryina*-Arten aus dem Ober-Hauterive und Ober-Apt Nordwestdeutschlands und aus dem Unter-Alb des Rehkogelgrabens, sowie die der *Spiroplectinata*-Arten des Mittel- und Ober-Alb lösen sich in n/10 HCl bis auf einen organischen Rückstand völlig auf, die Übergangsformen des nordwestdeutschen Unter-Alb dagegen nicht. Danach kann man annehmen, daß die Formen aus den kalkigen Sedimenten (Ober-Hauterive, Ober-Apt, Unter-Alb des Helvetikum (Rehkogelgraben), Mittel- und Ober-Alb) rein kalkige Schalen aufbauen, die aus den tonigen Sedimenten (Unter-Alb in Nordwestdeutschland) aber auch andere Substanzen verwenden (vgl. BARTENSTEIN 1952: 316, 317). Eine polarisationsmikroskopische Kontrolle[3]) bestätigte diese Vermutung. Die Gehäuse derjenigen Arten, die den kalkigen Sedimenten entnommen wurden, enthielten außer der organischen Grundsubstanz stets nur Kalk, und zwar größere oder kleinere Kalkkörnchen oder auch Einzelkristalle. Bei den Unter-Alb-Formen wurde entweder Kalk und Quarz festgestellt (Adorf 1), oder Kalk in einer nicht näher bestimmten Substanz eingelagert gefunden (Georgsdorf, Grenze Apt/Alb). Hieraus ergibt sich ein Zusammenhang zwischen der petrographischen und faunistischen Fazies. Die Foraminiferen konnten in der kalkarmen Fazies ihre Schalen nicht in der ihnen eigenen Weise aufbauen, wie sie es in der kalkreichen tun, in der die Gehäuse aus viel Kalkzement und Kalkkörnchen bestehen. Die Übergangsformen in den tonigen Sedimenten sind wahrscheinlich deshalb selten, weil der Kalkbedarf der Formen nicht genügend gedeckt werden konnte.

[3]) Diese verdanke ich Frau Dr. H. HUFFMANN (Preußag).

Beziehungen zwischen dem Kalkgehalt des Meeres und sowohl den Sedimenten als auch der Fauna, werden von verschiedenen Autoren angenommen. Über die Ausscheidung von Kalk, speziell in Bezug auf die biogene Ausscheidung, sagt CORRENS (BARTH, CORRENS, ESKOLA 1939: 192, 193):

„Ganz gleich wie die Ausscheidung erfolgt, immer wird sie am leichtesten dort erfolgen, wo das Meerwasser gesättigt oder übersättigt ist." Warmes, oberflächennahes Wasser weist den höchsten Übersättigungsgrad auf. „Kalkalgen, Tiere mit dicken Kalkschalen usw. werden die günstigsten Bedingungen in warmem, oberflächennahem Wasser finden."

BRINKMANN (1940: 98) spricht von der Erschwerung der Abscheidung kalkiger Schalen, die die Ausbreitung sogar von euryhalinen Tieren hemmen kann. Ein ähnlicher Zusammenhang scheint auch zwischen dem SiO_2-Gehalt des Meerwassers und kieselschaligen Organismen (Silicispongien, Radiolarien und Diatomeen) zu bestehen (BETTENSTAEDT 1949: 149, 164). REMANE (1940: Ia, 19) und HILTERMANN (1949b: 5) weisen darauf hin, daß bei abnehmendem Salzgehalt des Meerwassers kalkschalige Formen seltener werden. Jedoch scheinen Brackwassereinflüsse hier keine Rolle zu spielen, da die kalkarmen Tone des Unter-Alb und Barrême marine Fossilien (z. B. Cephalopoden, Lamellibranchiaten und Foraminiferen) in normaler Verbreitung enthalten.

Aus diesen Beobachtungen kann man schließen, daß *Gaudryina* und *Spiroplectinata* ähnlich wie viele kalkschalige Foraminiferen auf Biotope ruhiger und schlammiger Meeresböden beschränkt sind, wahrscheinlich eine bestimmte Nahrung (Plankton?) bevorzugen, auf einen gewissen Kalkgehalt des Meeres angewiesen und für den Aufbau ihrer Schalen auf kalkige Fremdkörper spezialisiert sind. Eine spezielle Auswahl bestimmter Substanzen zum Gehäuseaufbau kommt auch bei vielen anderen Organismen vor, die Fremdkörperschalen aufbauen. Verschiedene Beispiele für andere agglutinierende Foraminiferenarten geben u. a. RHUMBLER (1936) und THALMANN (1949).

IV. Biometrie.

Mikrofossilien sind ungleich häufiger als Makrofossilien und haben den Vorteil, daß sie auch aus geringen Gesteinsmengen in großer Zahl gewonnen werden können. Aus diesem Grunde ist es möglich, den gesamten Mikrofossilinhalt (WICHER 1942: 48), den wechselnden Reichtum der Fauna, das Zahlenverhältnis von Individuen zu Arten oder Kalkschalern zu Sandschalern (HECHT 1937, 1938), „ökologisch bedingte Erscheinungen wie Faunenschnitte und Häufigkeitsschwankungen einzelner Faunenelemente" (BETTENSTAEDT 1952: 264) und sogar den Erhaltungszustand der Fossilien (WICHER 1942, BETTENSTAEDT 1949) zur stratigraphischen Auswertung heranzuziehen. Man hat daher schon in der ersten Zeit der angewandten Mikropaläontologie nicht nur mit einzelnen Arten, sondern auch mit dem Gesamtfaunenbild stratigraphisch gearbeitet und die Schichten in Faunenzonen bzw. Formen-Gemeinschaften gegliedert (HECHT 1937, 1938, vgl. auch BARTENSTEIN & BRAND 1951).

Da sich aber Faunen nicht nur gleicher Zeit, sondern auch gleicher Fazies stark ähneln, ist diese Methode nur auf begrenzte Faziesräume anwendbar, z. B. Nordwestdeutschland (BETTENSTAEDT 1949: 145). Man legte daher bald den Hauptwert auf die einzelnen Arten und stellte ihre vertikale Reichweite und Häufigkeit in stratigraphischen Tabellen dar, wie sie auch Abb. 22 zeigt. Da diese „Leitfossilien" nicht selten auch in anderen Sedimentationsräumen auftreten (vgl. BETTENSTAEDT & WICHER 1955, WICHER 1956, BARTENSTEIN, BETTENSTAEDT & BOLLI 1957), sind auch mit Mikrofossilien z. T. weltweite stratigraphische Vergleiche möglich. Dazu wurden und wer-

den die Reste der verschiedensten Organismen verwandt: Foraminiferen, Radiolarien, verschiedene Flagellaten (Coccolithophoriden, Silicoflagellaten, Dinoflagellaten, „Hystrichosphaeriden"), Calpionelliden (Ciliaten), Ostracoden, Diatomeen, Spongiennadeln, Echinodermen-Skeletteile, Otolithen, Conodonten und Scolecodonten, Characeen-Oogonien, Sporen und Pollen. Davon erwiesen sich als besonders geeignet Foraminiferen, Ostracoden, Cono- und Scolecodonten, aber in bestimmten Sedimenten auch Characeen-Oogonien, Sporen und Pollen (vgl. GLAESSNER 1948, MATTHES 1956, POKORNÝ 1958).

Als dritte und wertvollste biostratigraphische Methode hat sich in letzter Zeit die Verfolgung p h y l o g e n e t i s c h e r R e i h e n durchgesetzt. Dabei werden, am besten aufgrund biometrischer Messungen, aus orthogenetischen Entwicklungsreihen bestimmte Formen, bzw. Formengruppen herausgegriffen, deren zeitliche Begrenzung durch die darunter und darüber liegenden Entwicklungsstufen festzulegen ist. Diese Methode ermöglicht genaue zeitliche Bestimmungen und gestattet darüber hinaus phylogenetische Aussagen über die betreffende Gruppe. Die Bedeutung dieser Arbeitsweise für die Stammesgeschichte wurde von verschiedenen Autoren, z. B. DACQUÉ (1921: 706) hervorgehoben; ihre Grundlagen gehen auf WEDEKIND (1916: 14) zurück, der die entwicklungsgeschichtliche Verwendbarkeit dieser Methode angedeutet hat.

Derartige Untersuchungen gewannen zuerst an Makrofossilien Bedeutung, besonders die von WEDEKIND (1916) an *Pleurotoma*, RUD. RICHTER (1916, 1928) und LOTZE (1928) an *Calceola*, von BRINKMANN (1929) an *Kosmoceras*, KAUFMANN (1933) an *Olenus* und SIMON (1954) an *Spirifer*. Die ersten eingehenden biometrischen Arbeiten über Foraminiferen sind die von SCHMID (1934) und COSIJN (1938) an *Globorotalia*, *Truncatulina*, *Cycloclypeus* und *Lepidocyclina*, die jedoch zu keinen stratigraphischen und phylogenetischen Folgerungen führten. Aufschlußreicher sind erst die Ergebnisse von HILTERMANN & KOCH (1950, 1957), ALBERS (1952), BETTENSTAEDT (1952, 1958) und WICHER & BETTENSTAEDT (1957) an *Bolivinoides*, *Vaginulina*, *Globorotalites* und *Neoflabellina*, von denen besonders BETTENSTAEDT auf die Phylogenie der untersuchten Gruppen näher eingeht.

A. Homogenes und inhomogenes Material.

Bevor die Bedeutung von Variationskurven aufgezeigt werden kann, ist die Eignung des Materials für biometrische Untersuchungen zu prüfen. Das Material muß 1. einheitlich sein, 2. mindestens ein phylogenetisch abwandelndes, meß- oder zählbares Merkmal besitzen. Einheitlichkeit bedeutet, daß die Population einem Genotyp angehört. Es kann hier eine „Population" nicht im biologischen Sinne aufgefaßt werden, bei der es sich um eine zu einer bestimmten Zeit lebende Fortpflanzungsgemeinschaft handelt, sondern um eine Mischung von Generationen über eine längere Zeitdauer (vgl. PAPP 1955: 74). Nur bei differenziertester Probenentnahme dürfte es in manchen Fällen gelingen, eine Schicht von nur 1 cm Dicke in solcher Menge zu entnehmen, daß daraus genügend Individuen einer Art für variationsstatistische Messungen gewonnen werden könnten. Da aber 1 m Sediment, wie oben erwähnt, einen Zeitraum von etwa 14 000 Jahren umfaßt, entspricht 1 cm einer Dauer von 140 Jahren. Damit kann man selbst bei feinster Probenentnahme nicht zu der zeitlichen Größenordnung einer Generation vordringen. Infolge dieser Überlieferungsbedingungen liegt zur Untersuchung stets eine Summe zahlreicher Generationen vor, die durch die Sedimentation zusammengelagert wurden. Eine Probe aus einem Bohrkern z. B. umfaßt normalerweise 10-30 cm Mächtigkeit. Diese Mischung vieler Generationen muß in Kauf genommen werden; sie bietet sogar den Vorteil, daß alle Standortsvarianten und zufälligen Modifikationen weitgehend unterdrückt werden und ein ausgeglichenes morphologisches Bild der Art über einen größeren Zeitraum vorliegt. Hinzu kommt, daß die fossilen Populationen, wie unten ausgeführt, fast nur adulte Exemplare enthalten und daß die vorliegenden Thanatocoenosen aus Faunen bestehen, die in strömungsarmen Biotopen ± am gleichen Ort gelebt haben und vor ihrer Einbettung nicht durch Frachtsonderung verfälscht wurden.

Der Unterschied zwischen einer „Population" im biologischen und einer im paläontologischen Sinn ist für die Deutung der Variationskurven von großer Wichtigkeit. Untersuchungen an rezenten Populationen haben ergeben, daß, bei genügend großer Stückzahl, die Häufigkeitsverteilung der Varianten eine eingipfelige Kurve ergibt, die der GAUSS'schen Normalverteilung entspricht. Daraus geht die stets vorhandene genetische Mischung innerhalb der Population einer Art hervor, d. h. das Material ist homogen. Wenn Messungen an paläontologischem Material eingipfelige Kurven ergeben, dürfte ebenfalls Homogenität der Populationen vorliegen. Sie bieten einen wichtigen Anhaltspunkt zur Erkennung und Abgrenzung einer Art. Außerdem ist die genetische Einheitlichkeit durch die „Verfolgung der Reihen durch die Horizonte" (DACQUÉ 1921: 193) gewährleistet (vgl. RUD. RICHTER 1928: 171).

Die vorliegenden Messungen haben jedoch mehrfach zweigipfelige Kurven ergeben, wie sie für fossile Arten erstmalig WEDEKIND (1916: 15, Fig. 9) gefordert und in einer schematischen Abbildung dargestellt hat. Da WEDEKIND (1916: 14) eine Spaltung der Variationskurve für eine Störung im Gleichgewichtszustand der Art hält, nach deren Ablauf eine oder zwei neue Gleichgewichtslagen hervortreten, liegt es nahe, an eine Spaltung der Art in zwei Äste zu denken, die durch stratigraphisch übereinandergeordnete Kurven sichtbar gemacht werden kann. Allgemein liegt aber allen bisher beobachteten Häufigkeitsverteilungen das GAUSS-Ge-

setz zugrunde, das graphisch dargestellt eine Binominalkurve ergibt. Daher sind alle mehrgipfeligen Häufigkeitskurven als Mischkurven, entstanden aus mehreren Gauss'schen Teilkollektiven, anzusehen (Daeves & Beckel 1948: 14). Eine Zerlegung solcher Mischkurven führt wieder zu Gauss'schen Normalverteilungen.

Hieraus geht hervor, daß auch bei zweigipfeligen Kurven von fossilem Material auf 2 verschiedene Populationen geschlossen werden kann. Unterschiede in der genetischen Zusammensetzung der Populationen sind aber nur als Folge einer Trennung zu verstehen. Die bedeutendste Ursache einer solchen Trennung stellt die geographische Isolation — etwa durch Aufsplitterung in Kleinpopulationen — dar (vgl. Rensch 1954: 22). Eine sekundäre Mischung von zahlreichen Generationen erfolgt, wie oben erwähnt, durch die Probenentnahme und den Schlämmvorgang. Es handelt sich somit um zeitlich inhomogenes, heterochrones Material, in dem genetisch in sich einheitliche, untereinander aber unterschiedliche Populationen zusammengeworfen wurden. Ihre Summierung ergibt eine zweigipfelige Kurve, die eine Spaltung der Art am gleichen Ort vortäuscht. (Ein derartiger sekundärer Mischungsvorgang wurde in Kap. IV C (Abb. 3 und 8) rekonstruiert.) Allerdings ist manchmal schwer zu entscheiden, ob eine Zwei- oder Mehrgipfeligkeit auf verschiedene Populationen oder zufällige Unregelmäßigkeiten durch zu geringe Individuenzahl zurückzuführen ist. In manchen Fällen läßt sich die Frage einer Mischung eindeutig beantworten, wenn sich nämlich die Individuen einer Probe durch Schalenaufbau und Erhaltungszustand unterscheiden (vgl. Kap. IV C).

Die Erfüllung der 2. Forderung, das Vorhandensein mindestens eines meß- oder zählbaren Merkmals, wird in Kap. IV B diskutiert. Der Einwand, daß man an den vorliegenden Kurven nur die Phylogenie eines Merkmals statt der einer Art verfolge, wie ihn z. B. während einer mündl. Unterhaltung Dr. M. Glaessner (Adelaide) machte, ist sicher in vielen Fällen berechtigt. Das gleiche Problem schneiden auch Dacqué (1921: 708) und Remane (1952: 383) an. Im vorliegenden Fall mag aber das Herausgreifen nur eines Merkmals gestattet sein, da es sich nicht um ein beliebiges handelt, sondern um das in der Entwicklung von einer Gattung zu einer anderen entscheidende, nämlich die Verminderung der triserial angeordneten Kammern bei der Gattung *Gaudryina* und gleichzeitige Vermehrung der biserial angeordneten bis zu ihrem Extrem in der Gattung *Spiroplectinata*. Durch die verschieden starke Ausbildung des biserialen Stadiums, das den Messungen zugrundegelegt wird, sind die Gattungen in erster Linie auch in ihren Diagnosen charakterisiert.

B. Biometrische Methodik.

Die drei Bauprinzipien der tri-, bi- und uniserialen Kammerung, die an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* verwirklicht sind, bieten sich als charakteristische Merkmale zu variationsstatistischen Messungen an. Sie zeigen einmal die Ontogenie auf, zum anderen bringen sie die gleichsinnig verlaufende Phylogenie der Gruppe zum Ausdruck. Auch innerhalb der Populationen wird die Evolution der Art sichtbar, da die drei Bauprinzipien in verschieden starkem Maße ausgebildet sind, sowohl in den Gehäusen der einzelnen Individuen als auch in der wechselnden Häufigkeit der Varianten. Dadurch lassen die Variationskurven, einzeln betrachtet, die Entwicklungshöhe der Population und, stratigraphisch übereinandergeordnet, die Phylogenie der Gruppe erkennen.

Auf biometrische Auswertbarkeit wurden verschiedene Merkmale geprüft. Der Versuch, mit Längenmaßen zu arbeiten, scheiterte an der z. T. sehr verschiedenen Größe der einzelnen Individuen und ihrer, besonders der jüngsten, Kammern. Diese individuellen Größenschwankungen sind wohl in der Hauptsache auf äußere Einflüsse zurückzuführen und damit für phylogenetische Messungen ungeeignet. Ein weiteres Merkmal bot sich in den Winkeln an, die die Kammerscheidewände bilden. So verlaufen z. B. die Nähte des biserialen Stadiums etwas flacher als die des triserialen Teils. Da aber die Messung der Winkel, besonders im dreizeiligen Anfangsteil, infolge der hohen Fehlergrenze unbrauchbare Werte ergab, wurde auch dieses Merkmal als nicht verwendbar verworfen.

Da die Ausbildung des biserialen Stadiums das am meisten bezeichnende gemeinsame Merkmal für die Entwicklungshöhe innerhalb der gesamten *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe ist, wurden die Einheiten auf der Abszisse eines zweidimensionalen Systems durch Zuwachs je einer biserial angeordneten Kammer gekennzeichnet; auf der Ordinate wurden die Häufigkeiten aufgetragen. Dabei wurden die Werte in Prozenten zur Gesamtindividuenzahl ausgedrückt, um verschieden reiche Populationen besser miteinander vergleichen zu können. Das zweidimensionale Koordinatensystem erwies sich für einen anschaulichen Vergleich der Kurven als am besten geeignet. Die drei vorhandenen Stadien — tri-, bi- und uniserial — werden mit T, B und U bezeichnet.

Wie erwähnt, setzt sich in den meisten Fällen eine *Gaudryina*-Population aus T-Varianten, T + B- und seltener T + B + U-Individuen zusammen. Eine Auswertung der T + B + U-Individuen wurde bei verschiedenen Populationen von *Gaudryina dividens* vorgenommen. Dabei stellte sich heraus, daß sie wegen ihrer Seltenheit (meist weniger als 1% der Population) keine Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen und deshalb unberücksichtigt bleiben konnten.

Anders verhält es sich mit den nur triserialen Individuen, deren Anzahl besonders im untersten Ober-Apt bis 80% der Population betragen kann. Wenn man der Darstellung nur die T + B-Individuen zugrundelegen wollte, würde man im untersten Ober-Apt nur etwa 20% der Population berücksichtigen, in allen anderen Fällen dagegen je nach der stratigraphischen Höhe 21-100%. Da ein solcher Vergleich unzu-

lässig ist, wurden alle nur triserialen Exemplare zu einer Kolumne T zusammengefaßt, wobei sie als Individuen o h n e B-Kammern ($T + B_0$) angesehen werden. Somit können in allen stratigraphischen Horizonten die Populationen praktisch vollständig ausgewertet werden (100% minus die sehr seltenen T + B + U-Individuen, also über 99%). Das auf diese Weise nicht berücksichtigte zahlenmäßige Verhalten der triserialen Kammern im Laufe der Entwicklung wird in Kap. IV D gesondert behandelt.

Die Einteilung der X-Achse sieht also folgendermaßen aus:

$$T + B_0;\ T + B_1;\ T + B_2;\ T + B_3 \ldots T + B_n$$

oder in kürzerer Fassung (vgl. Abbildungen):

T; T + B 1; 2; 3; 4; 5 . . . n.

Dieses Schema hat den Vorteil, daß a l l e Kurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* nach dem gleichen Prinzip aufgetragen und unmittelbar miteinander verglichen werden können, wodurch ein Überblick über die gesamte Entwicklung ermöglicht wird.

Innerhalb der triserialen Varianten braucht mit einem größeren Fehler durch evtl. vorhandene Jugendexemplare nicht gerechnet zu werden. Sehr wenigkammerige Individuen treten kaum auf. Dies wird allgemein bei fossilen Foraminiferen beobachtet und steht in einem gewissen Gegensatz zu rezentem Material. Es ist möglich, daß juvenile Exemplare weniger erhaltungsfähig als adulte sind. Wahrscheinlicher ist dieser Gegensatz aber dadurch zu erklären, daß bei Untersuchungen rezenter Formen meist Lebendgemeinschaften, bei fossilen Foraminiferen aber immer Thanatocoenosen vorliegen. Aus diesem Grunde setzen sich die vorliegenden Populationen zum überwiegenden Teil aus adulten mit nur sehr selten vorzeitig abgestorbenen juvenilen Individuen zusammen.

C. Erläuterung der Variationskurven.

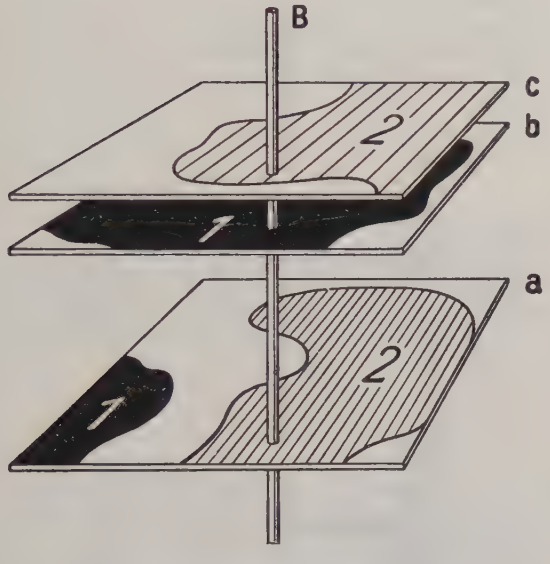


Abb. 3. Schematische Darstellung von Arealverschiebungen isolierter ancestraler (1) und progressiver (2) Populationen von *Gaudryina dividens* auf den Schichtflächen der ehemaligen Meeresböden (a-c). Die Populationen wurden durch die Kernproben einer Bohrung (B) erfaßt und biometrisch ausgewertet. Die Verbreitungsareale der wandernden Populationen wechseln in ihrer Form je nach den günstigsten Lebensbedingungen; die progressive Population (2) ist nach ihrer Rückkehr in den Bereich des Bohrprofils phylogenetisch weiterentwickelt (hellere Schraffur). Durch derartige Wanderungen genetisch unterschiedlicher Populationen erklären sich die unregelmäßigen Verschiebungen der Variationskurven. Inhomogene, zweigipfelige Kurven entstehen durch die Zusammenfassung genetisch verschiedenartiger Populationen auf den Schichtflächen b und c in einer Probe. Um eine anschauliche Darstellung zu erreichen, mußten mehrere Maßstäbe kombiniert werden: Durchmesser der Bohrkerne 10-20 cm, Dicke der Schichtausschnitte etwa 5 cm, Abstand der Schichtflächen b und c etwa 20 cm, dagegen angenommene Größe der Schichtflächen etwa 25 km².

Bei stratigraphischer Anordnung der Variationskurven über einen längeren Zeitabschnitt läßt sich die Entwicklungsrichtung ohne weiteres ablesen. Gewisse Unregelmäßigkeiten stören jedoch das Bild eines gleichförmigen Entwicklungsablaufes. Hin und wieder treten Verschiebungen der Variationsbreite auf, die ein früheres oder späteres Entwicklungsstadium vortäuschen. Dies ist zweifellos keine Eigenheit des vorliegenden Materials, sondern auch bei anderen Fossilgruppen zu beobachten. Brinkmann (1929: 228) sagt bei seinen Untersuchungen an Kosmoceraten dazu: „So imponierend die Zielstrebigkeit der Entwicklung im Großen ist, so auffallend ist die Unsicherheit im Kleinen." Für Foraminiferen wies erstmalig Bettenstaedt (1952: 287-288; 1958: 119, 124; Wicher & Bettenstaedt 1957: 12; Bettenstaedt & Dietz 1957: 483) auf Unregelmäßigkeiten in der zeitlichen Verschiebung der Variationsbreiten bei *Globorotalites* und *Bolivinoides* hin. Derartige Schwankungen der Variationsbreite und des Mittelwertes bei den einzelnen Populationen dokumentieren eine verschiedene genotypische Zusammensetzung. Der Anteil an ancestralen oder progressiven Varianten ist in einem bestimmten Horizont größer, als der durchschnittlichen Entwicklungshöhe entspricht. Dadurch erscheint eine ganze Population entweder stärker ancestral oder mehr progressiv. (Zur Erklärung solcher phylogenetischen Schwankungen vgl. Bettenstaedt 1958.) Bei der Größe des nordwestdeutschen Sedimentationsraumes mit seinen verschiedenen Wassertiefen ist Aufsplitterung einer Art in räumlich ± voneinander getrennte Kleinpopulationen zu erwarten. Schon allein bei einer solchen Isolierung kleiner Fortpflanzungsgemeinschaften können durch Zerfall in Gruppen mit unterschiedlichem Genbestand verschiedene Mutationen zufällig verlorengehen oder angereichert werden (Dobzhansky 1939; Ludwig 1948, 1954, vgl. unten). Die zeitliche Aufeinanderfolge genetisch verschiedener Populationen in einem Bohrprofil geht auf seitliche Verschiebungen und Wanderungen der

Populationen zurück, die durch schwache tektonische Bewegungen des Meeresbodens (Änderungen der Wassertiefe oder der Strömungsverhältnisse) erklärt werden können (BETTENSTAEDT 1958: 126). Für die Gesamtentwicklung sind derartige geringe Schwankungen aber von untergeordneter Bedeutung; die ancestralen und progressiven Populationen vermischen sich wieder, so daß ein Ausgleichen und Einpassen in die Entwicklungsrichtung erfolgt.

Die aus den unregelmäßigen Schwankungen der Variationskurven zu folgernden Arealverschiebungen genetisch unterschiedlicher Populationen sind in Abb. 3 schematisch dargestellt. Außerdem erläutert die Abbildung die sekundäre Mischung verschiedener Populationen in einer Probe, die zu inhomogenen zweigipfeligen Variationskurven führen kann (vgl. Kap. IV A).

Ständige seitliche Verschiebungen der Populationen sind auch aus den beträchtlichen Schwankungen der Individuenzahlen einer Art zu folgern, die für *Gaudryina dividens* in einer Frequenzkurve aus dem über 100 m mächtigen zusammenhängenden Ober-Apt-Profil der Bohrung Dollbergen 1007 dargestellt sind (Abb. 4). Derartige Änderungen der Individuenzahl sind eine allgemeine Erscheinung. Häufigkeitskurven von verschiedenen Ostracoden-Arten aus einem norddeutschen Unterkreide-Profil von SCHEFFEN (1937, Abb. 12) ergeben ein ganz ähnliches Bild. Den Individuenzahlen in Abb. 4 liegen Auszählungen aus Proben zugrunde, von denen meist je 2 aus einer 1 m langen Kernkiste (Kernteile eines Kernmarsches) entnommen wurden. Die Vertikalabstände dieser Proben betragen daher 20-50 cm. Damit ist es durchaus möglich, daß mit einer 10-30 cm langen Bohrkernprobe unterschiedliche Populationen zusammengefaßt werden können, die mehrgipfelige Variationskurven ergeben (vgl. Abb. 3 u. 8).

Zur Herstellung von Variationskurven wurden möglichst reiche Populationen (bis zu 1759 Individuen) verwendet. Abb. 4 zeigt jedoch bis etwa 16 m mächtige Bereiche, in denen *Gaudryina dividens* völlig fehlt; in anderen Proben tritt sie in weniger als 50 Exemplaren auf. Diese stark wechselnde Individuenzahl erfordert in methodischer Hinsicht eine Zusammenfassung individuenarmer Populationen aus Bohrkernen von 1-2 m Länge, um die Zufälligkeiten bei geringen Zahlen auszuscheiden. In ähnlicher Weise faßt ALBERS (1952: 101) die Horizonte seiner Proben zu größeren Schichtkomplexen von je etwa 3 m Mächtigkeit zusammen. Da dies aber nicht immer möglich oder erwünscht war, ergab die nicht genügend große Individuenzahl bei einzelnen Kurven einen unregelmäßigen Verlauf (z. B. Abb. 13, gestrichelte Kurve c; Abb. 14, Kurve a; Abb. 19, gestrichelte Kurve a). Für diese Kurven standen nur je 18-48 Individuen zur Verfügung. Sie zeigen daher die typischen Bilder unregelmäßiger, zufallsbedingter und nicht der natürlichen Häufigkeitsverteilung entsprechender Kurven. Trotzdem sind auch diese Populationen zu verwenden, da sie die Variationsbreite und in den meisten Fällen den Gipfelwert erkennen lassen.

Von diesen zufälligen Unregelmäßigkeiten sind die zweigipfeligen Kurvenbilder zu unterscheiden, die durch Mischung zweier Populationen mit unterschiedlichem Genbestand zustandekommen. Derartige Kurven wurden nicht mit anderen zusammengefaßt, sondern getrennt dargestellt, um phylogenetisch wichtige Einzelheiten nicht zu vernachlässigen. Nur in der zusammenfassenden Gesamtdarstellung von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Abb. 26) wurde auf einige Details verzichtet, da dort nur die großen Entwicklungslinien aufgezeigt werden sollen.

Das Material zu den Messungen wurde folgenden Bohrungen und Aufschlüssen entnommen, deren Lage aus Abb. 1 und 2 zu ersehen ist:

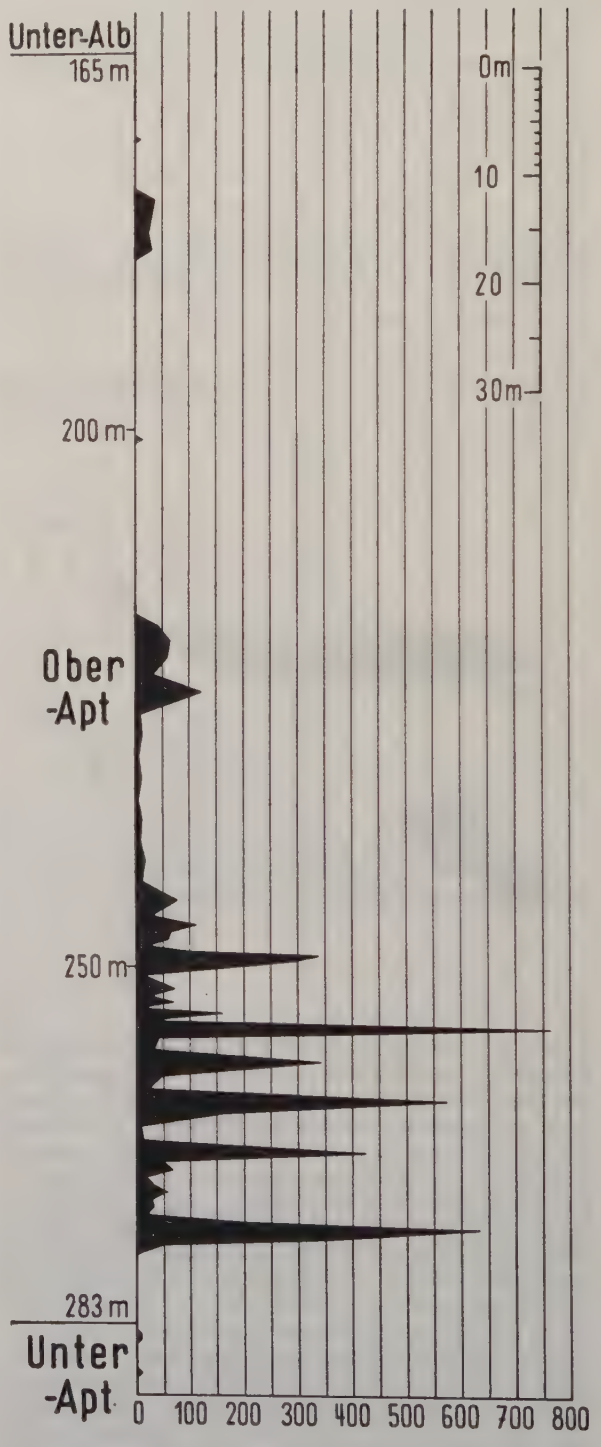


Abb. 4. Frequenzkurve von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt der Bohrung Dollbergen 1007. Der Höhenmaßstab entspricht den Teufenabständen der Kerne. Auf der Abszisse sind die Individuenzahlen abgetragen.

Nordwestdeutschland:

Bohrungen der Erdölfelder Georgsdorf und Adorf (MTB 3408, Wietmarschen) im Emsland.
Bohrung Dollbergen 1007 bei Peine (MTB 3527, Uetze).
Bohrung Blumenhagen 101 bei Peine (MTB 3627, Peine).
Bohrung Etzel 20 in Ostfriesland (MTB 2513, Neustadtgödens).
Bohrung Bramstedt 1 bei Hamburg (MTB 2124, Hörnerkirchen).
Aufschluß beim Bau des Mittelland-Kanals bei Wenden, N Braunschweig (MTB 3629, Meine).
Ziegeleigrube Stedum bei Peine (MTB 3726, Hohenhameln).
Ziegeleigrube Bekum bei Peine (MTB 3726, Hohenhameln).
Schußbohrung Lehrte 66 zwischen Gleidingen und Wülferode (MTB 3725, Sarstedt).

Oberösterreich:

Aufschluß im Rehkogelgraben, etwa 8 km S Vorchdorf (Blatt Sektion 4852/1).

Eine sehr reiche Probe vom Mittelland-Kanal, die mir Prof Dr. Wicher zur Verfügung stellte, erwies sich als die stratigraphisch tiefste, sowohl durch den hohen Prozentsatz der dreizeiligen Varianten als auch durch die Einstufung von Kumm (1937), der die Entnahmeschicht als *clava*-Zone (tiefes Ober-Apt) mit *Neohibolites clava* Stoll. bestimmte. Bemerkenswert an der Kurve (Abb. 5) ist das Überwiegen der triserialen Exemplare (80% der 1246 Individuen) und die nur verschwindend geringe Zahl von Varianten mit bi- oder uniserialen Kammern.

Die von der Wintershall A.G. abgeteufte Bohrung Dollbergen 1007 lieferte ein zusammenhängendes, fortlaufend gekerntes Profil durch das gesamte Ober-Apt, von dem mir zwei Probenserien vorlagen, eine von der Wintershall A.G. und eine von der Mobil Oil A.G.

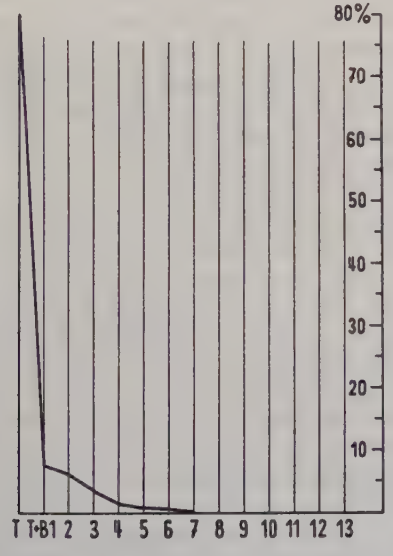


Abb. 5. Population von *Gaudryina dividens* mit 80% triserialen Individuen von insgesamt 1246 Exemplaren aus dem unteren Ober-Apt (*clava*-Zone). Mittelland-Kanal bei Wenden; 53·89 km, unterste Südböschung (vgl. Lageskizze von Kumm 1937: 17). — SMF XXVII 4323.

Die stratigraphische Einstufung erfolgte nach Makrofossilien, Mikrofauna, Petrographie, Teufenlage und elektrischen Bohrlochsmessungen, bietet also in der Richtigkeit der Zuordnung den größtmöglichen Sicherheitsgrad.

Abb. 6 zeigt die 5 tiefsten Kurven (unterstes Ober-Apt) aus Dollbergen 1007 ihrer Teufe nach übereinandergestellt. Sie entsprechen sich in ihrem Verlauf, so daß sie in späteren Darstellungen (Abb. 9 und 26) zu einer Kurve zusammengefaßt werden. Kurve a (Abb. 6) enthält weniger triseriale und mehr tri- und biseriale Individuen als die Population vom Mittelland-Kanal (Abb. 5). Hier zeigt sich schon die spätere Entwicklungsrichtung in einer allgemeinen Zunahme der B-Kammern angedeutet, die in den stratigraphisch

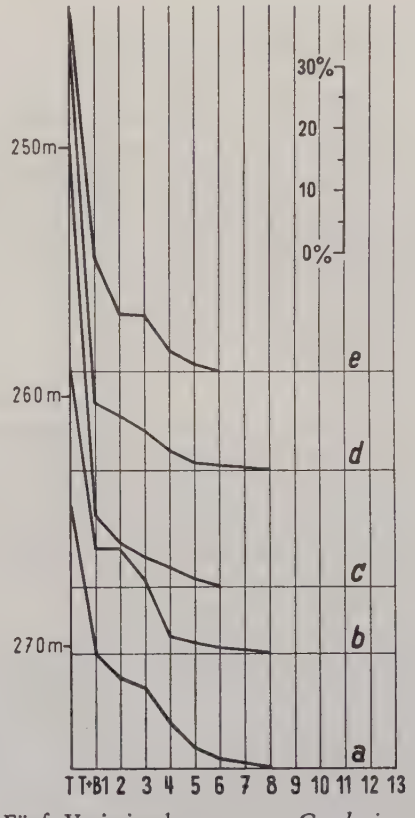


Abb. 6. Fünf Variationskurven von *Gaudryina dividens* aus dem untersten Ober-Apt der Bohrung Dollbergen 1007 mit vorwiegend triserialen Exemplaren.
a) 2 Populationen des Kernes 268·8-276 m K1 und K2; 1469 Individuen. — SMF XXVII 4324-4325.
b) 3 Populationen des Kernes 268·8-276 m K5, K6 und K7; 206 Individuen. — SMF XXVII 4326-4328.
c) Population des Kernes 261·8-268·8 m K1; 427 Individuen. — SMF XXVII 4329.
d) Population des Kernes 261·8-268·8 m K3; 736 Individuen. — SMF XXVII 4330.
e) Population des Kernes 254·5-261·8 m K2; 345 Individuen. — SMF XXVII 4331.
Die hier und im folgenden verwendete Bezeichnung K1 bedeutet den stratigraphisch tiefsten, also ältesten Kernteil, K2 den nächst höheren usw. Von allen Proben wurde meist das Material beider Probenserien (der Wintershall A.G. und Mobil Oil A.G.) verwertet.

höheren Kurven immer deutlicher hervortritt. Man darf daher annehmen, daß die Probe der Kurve a etwas jünger ist als die Population vom Mittelland-Kanal, obwohl es sich bei beiden Proben um unteres Ober-Apt (*clava*-Zone) handelt. Die zeitlich darauffolgenden Kurven, besonders c und e, sind geringfügig ancestraler als die tiefste Kurve a. Sie bilden ein Beispiel für die erwähnten Unregelmäßigkeiten im Entwicklungsablauf.

Fast 40 m höher liegen die beiden Kurven der Abb. 7. Diese Populationen zeigen ein auffallend anderes Bild und sind phylogenetisch besonders wichtig. Die

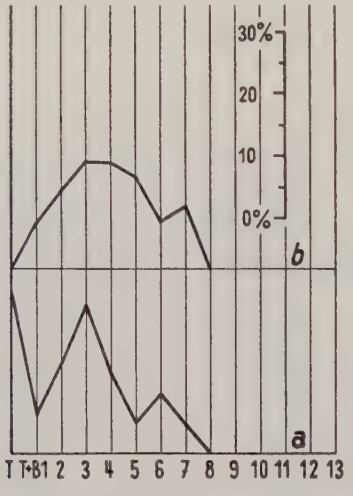


Abb. 7. Zwei Populationen von *Gaudryina dividens* aus dem mittleren Ober-Apt der Bohrung Dollbergen 1007 (Kern 217·6-225 m K3). Vertikalabstand 20-50 cm.
a) Aufsammlung der Wintershall A.G.; 63 Individuen. Erstmalig Kurve aus inhomogenem Material (vgl. Text). — SMF XXVII 4332.
b) Aufsammlung der Mobil Oil A.G.; 41 Individuen. Progressive Population ohne dreizeilige Varianten. — SMF XXVII 4333.

geringe Individuenzahl der Kurve a (63 Individuen) kann z. T. den unregelmäßigen Kurvenverlauf erklären. Es ist jedoch eine Spaltung in nur triseriale Varianten einerseits und tri- und biseriale andererseits zu beobachten. Der Ausdruck „Spaltung der Kurven" darf, wie schon oben angedeutet, nur rein deskriptiv verstanden werden. Durch die Mischung einer ancestralen und progressiven Population in einer Probe hat sich bei der Auswertung eine inhomogene Kurve ergeben. Eine derartig progressive Population ist in Kurve b (Abb. 7) erfaßt worden, in der dreizeilige Formen völlig fehlen; vorhanden sind nur tri- und biseriale Individuen.

Der Vorgang einer sekundären Mischung wurde schon in Abb. 3 schematisch dargestellt und soll hier durch rechnerische Summierung (Superposition) kontrolliert werden (Abb. 8). Hierzu wurden zwei vorhandene Variationskurven, darunter Abb. 7, Kurve b herangezogen, die von möglichst homogenen ancestralen bzw. progressiven Populationen stammen. Ihre Addierung ergibt eine inhomogene zweigipfelige Kurve, wie sie die vorliegenden Messungen mehrfach zeigen.

Abb. 8. Rechnerische Summierung zweier Variationskurven aus möglichst homogenen Populationen.
a) = Abb. 11a (ancestral).
b) = Abb. 7b (progressiv).
Die auf 100% berechneten Kurven a und b wurden summiert und durch Halbierung wieder auf 100% gebracht = Kurve c. Auf diese Weise wurde der Vorgang einer sekundären Mischung, wie sie durch die Probenentnahme erfolgen kann, und damit das Entstehen einer zweigipfeligen Kurve rekonstruiert.

Die Kurve b (Abb. 7) spiegelt ein Entwicklungsstadium wider, das erst später im höchsten Ober-Apt und Unter-Alb häufiger erreicht wird. Damit erscheint hier erstmalig eine besonders progressive Population. Da dieses frühzeitige Stadium aber in den nächsthöheren Horizonten wieder verschwindet, hat es nur einen geringen Einfluß auf den gesamten Entwicklungsablauf. Kurve b erscheint daher in späteren Abbildungen nicht mehr. Das vorübergehende Auftreten dieser Population ist nur durch Isolation verständlich, in der progressive Mutanten besonders stark angereichert und triseriale Individuen verdrängt werden konnten.

Abb. 9 umfaßt alle ausgezählten Populationen von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt der Bohrung Dollbergen 1007 (Teufe 173·9-276 m), wobei die Kurven a-c und g aus Abb. 6 und 7 übernommen wurden. Auch hier zeigen sich geringfügige ancestrale Schwankungen. Die tiefsten Kurven a-e ähneln sich in ihrem Verlauf und werden später in der Gesamtdarstellung (Abb. 26) wiederum zusammengefaßt. In den Kurven b-e sinkt der Anteil der T-Varianten kontinuierlich ab. Phylogenetisch wichtig sind die (schon in Abb. 7 dargestellte) Kurve g und Kurve h, in denen sich neben einer ancestralen Population mit fast nur triserialen Formen eine progressive mit tri- und biserialen Individuen verbirgt. Die deutlichen Gipfel dieser progressiven Populationen liegen bei T + B 2 und T + B 3. Die gleiche Spaltung der Kurven läßt sich auch bei ähnlichen Polygonen von Georgsdorf (Abb. 10) feststellen. Daß dieses Phänomen überall erst im höheren Ober-Apt auftritt, spricht für eine fortschreitende Entwicklung und beginnende Spaltung der Art. Diese Spaltung ist, wie schon mehrfach erwähnt, nicht in der gleichen Population erfolgt, sondern dadurch,

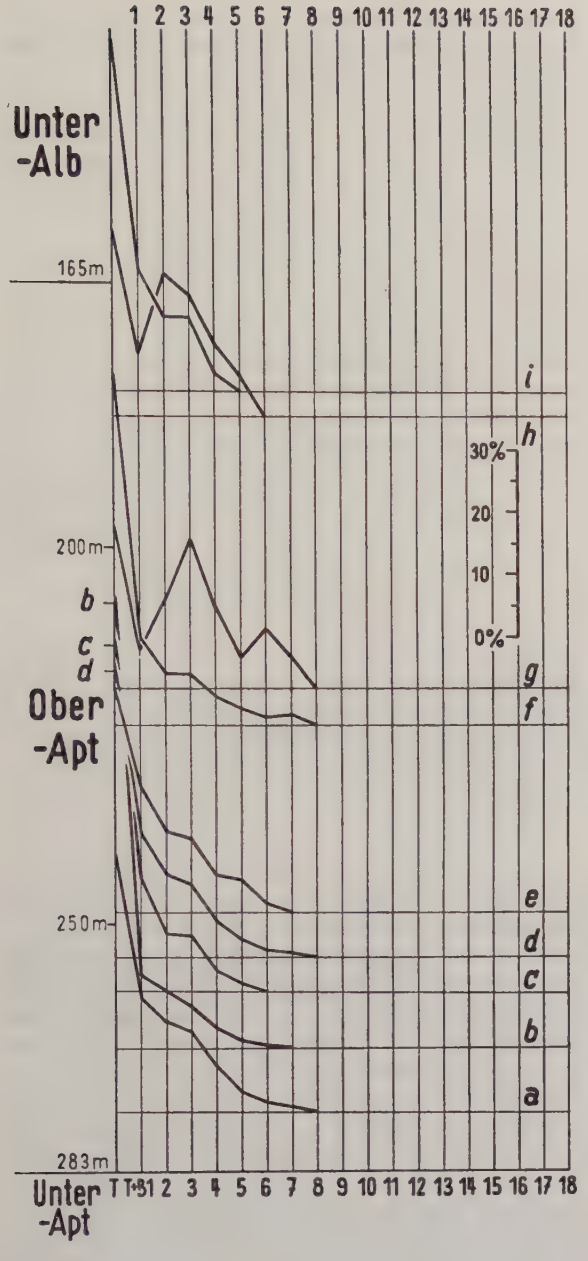


Abb. 9. Zusammenstellung aller Kurven von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt der Bohrung Dollbergen 1007 über eine Mächtigkeit von etwa 100 m (von 276-173·9 m).

a) = Abb. 6a.
b) = Abb. 6b-d zusammengefaßt.
c) = Abb. 6e.
d) 2 Populationen des Kernes 254·5-261·8 m K4 und 247·8-254·4 m K1; 915 Individuen. — SMF XXVII 4334-4335.
e) 4 Populationen des Kernes 247·8-254·4 m K5, K6 und K7 und 244·8-247·8 m K1; 577 Individuen. — SMF XXVII 4336-4339.
f) 2 Populationen des Kernes 217·6-225 m K1 und K2; 88 Individuen. — SMF XXVII 4340-4341.
g) = Abb. 7a.
h) Population des Kernes 181·3-188 m K3; 31 Individuen. — SMF XXVII 4342.
i) Population des Kernes 173·9-181·3 m K1; 36 Individuen. — SMF XXVII 4343.

daß sich durch geographische Isolation in Kleinpopulationen entweder der ancestrale oder progressive Genbestand gehalten bzw. angereichert hat. Die progressiven Populationen erscheinen anfangs nur vereinzelt neben ancestralen (Abb. 9, Kurve i) und vermischen sich genetisch immer wieder mit ihnen.

Die Bohrungen des Erdölfeldes Georgsdorf (Emsland) lieferten ein reichhaltiges Untersuchungsmaterial. Es lag zwar an keiner Stelle ein zusammenhängendes Profil wie in Dollbergen 1007 vor, aber die einzelnen Bohrkerne konnten durch Vergleich der Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen[4]) genau eingestuft und dann zu einem Profil kombiniert werden (Abb. 10). Die Variationskurven von Georgsdorf sind nicht ohne weiteres mit denen von Dollbergen zu vergleichen. Im ganzen gesehen haben die phylogenetisch höher entwickelten Populationen prozentual weniger triseriale Exemplare und einen größeren Anteil tri- und biserialer Individuen, die relativ viel B-Kammern ausbilden können. Populationen aus vorwiegend dreizeiligen Varianten fehlen fast ganz. Spaltung in zwei Gipfel zeigen die höchsten Kurven f, g und h. Die in ihnen verborgenen progressiven Populationen erreichen die sich ständig nach rechts verschiebenden Gipfelwerte von T + B 3, T + B 4 und T + B 6. In Kurve h, deren Extremvarianten bis 17 biseriale Kammern ausgebildet haben, hat sich die Zusammensetzung der Populationen schon weit von den ältesten ancestralen *G. dividens*-Populationen, wie z. B. vom Mittelland-Kanal (Abb. 5) entfernt. Die hochentwickelten Varianten erinnern mit ihren zahlreichen B-Kammern bereits an *Spiroplectinata*-Exemplare, obwohl das biseriale Stadium nicht abgeplattet ist. Man ist daher berechtigt, hier von Übergangsformen zwischen den Gattungen *Gaudryina* und *Spiroplectinata* zu sprechen.

Wenn man den bisherigen Ablauf der Phylogenie betrachtet, nimmt seit dem unteren Ober-Apt im Durchschnitt die Zahl der biserialen Kammern und der Varianten mit T- und B-Kammern ständig zu. Vom mittleren Ober-Apt an haben sich zeitweise progressive Populationen abgesondert, so daß sich zu diesem Zeitpunkt ein progressiver Seitenzweig von einer ancestralen Stammlinie abzulösen beginnt. Die Art *G. dividens* beginnt also sich im höheren Ober-Apt zu spalten. Trotz der starken Unterschiede in der Zusammensetzung der verschiedenen Populationen sind aber, wie später folgende Kurven zeigen, noch alle Individuen in der Lage, sich zu mischen. Damit liegt zwar vorübergehende räumliche, aber noch keine genetische Trennung vor.

Der in Abb. 10 erkennbare Entwicklungsablauf wird durch 2 relativ ancestrale Kurven (Abb. 11) unterbrochen. Sie gehören ihrer stratigraphischen Position nach zwischen Kurve g und h der Abb. 10, d. h. ins höchste

[4]) Dazu wurden Unterlagen aus den Bohrarchiven der Preußag benutzt.

Die Kurven a-f haben einen für das untere Ober-Apt typischen Verlauf; die Kurven g und h zeigen erstmalig das Vorhandensein stärker progressiver Populationen; Kurve i ist ancestral.

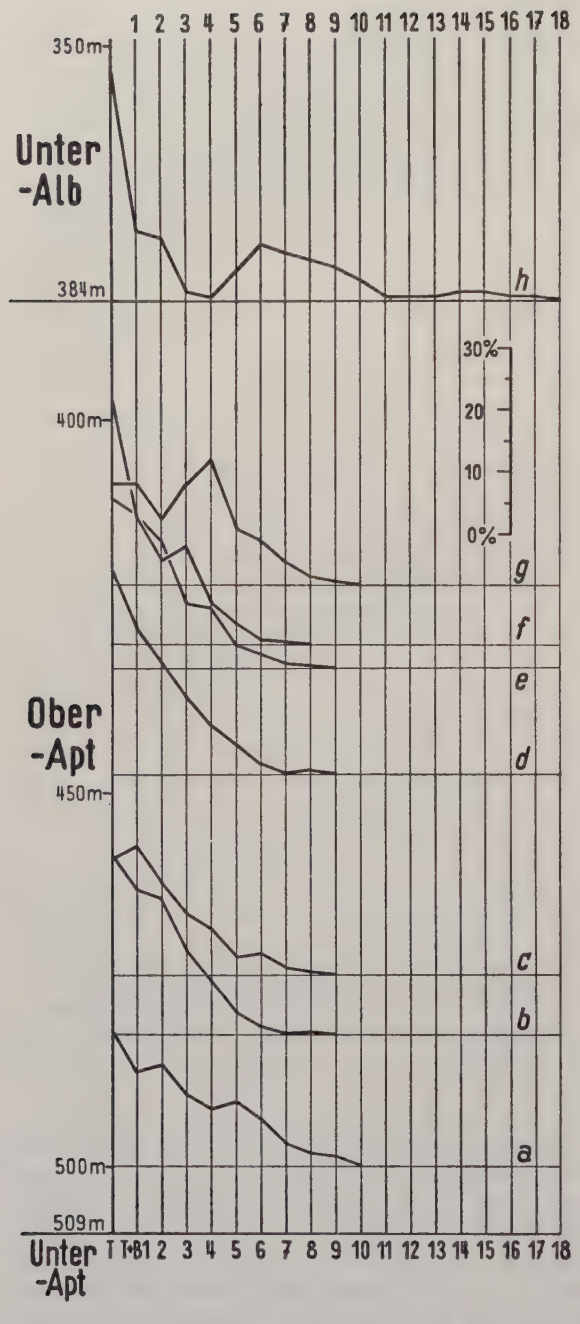


Abb. 10. Acht Populationen von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt bis tiefsten Unter-Alb von Georgsdorf, zusammengestellt aus verschiedenen Bohrungen und eingestuft durch Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen in das Normalprofil von Georgsdorf 170. Der Teufenmaßstab entspricht dem von Abb. 9, so daß die Ober-Apt-Populationen von *G. dividens* aus Georgsdorf und Dollbergen unmittelbar zu vergleichen sind. Allgemein sind die Populationen von Georgsdorf höher entwickelt als die von Dollbergen.

a) Georgsdorf 22, Kern 213·7-217·2 m; 325 Individuen. — SMF XXVII 4344.
b) Georgsdorf 55, Kern 657-659·3 m; 814 Individuen. — SMF XXVII 4345.
c) Georgsdorf 31, Kern 195-197·8 m; 316 Individuen. — SMF XXVII 4346.
d) Georgsdorf 67, Kern 210-215 m; 214 Individuen. — SMF XXVII 4347.
e) Georgsdorf 69, Kern 458·7-462·7 m; 545 Individuen. — SMF XXVII 4348.
f) Georgsdorf 69, Kern 455·2-457·7 m; 360 Individuen. — SMF XXVII 4349.
g) Georgsdorf 58, Kern 423-427 m; 273 Individuen. — SMF XXVII 4350.
h) Georgsdorf 39, Kern 363·6-368·6 m; 187 Individuen. — SMF XXVII 4351.

Ober-Apt. Bemerkenswert an diesen, aus demselben Bohrkern stammenden Populationen ist, daß die untere Kurve a einen höheren Prozentsatz triserialer Individuen aufweist als die stratigraphisch tiefsten aus Georgsdorf. Dies zeigt wiederum, daß sich auch stär-

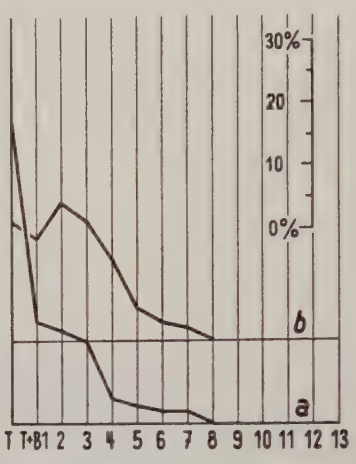


Abb. 11. Zwei Populationen von *Gaudryina dividens* aus dem höchsten Ober-Apt der Bohrung Georgsdorf 37, Kern 200-204·8 m (Kurve a = Krone, 346 Individuen; Kurve b = Kopf, 153 Individuen); Vertikalabstand etwa 2 m. Kurve a stellt eine ancestrale, Kurve b eine mehr progressive Population dar. — SMF XXVII 4352-4353.

ker ancestrale Populationen durch lokale Isolation gehalten haben, die dann zeitweise in den Bereich von Georgsdorf eingewandert sind.

Isolierte Kleinpopulationen können aber auch die phylogenetische Entwicklung beschleunigen, die hier offensichtlich in der immer stärkeren Ausbildung des biserialen Stadiums liegt. Da man nicht annehmen kann, daß die Entwicklung über so lange Zeiträume in einer für die Art ungünstigen Richtung verlaufen ist, muß das Vorhandensein des zweizeiligen Stadiums einen gewissen Vorteil darstellen. Dieser Betrachtungsweise liegen die Anschauungen vieler Biologen (vgl. vor allem Rensch 1954) zugrunde, die eine Auslese der Formen größerer Eignung annehmen. Dabei werden aus zahlreichen richtungslosen Mutationen, die meist inadaptiv sind, einige wenige präadaptive durch Selektion adaptiv (Simpson 1951: 116, 174). Diese können aufgrund ihres Selektionsvorteils die nicht adaptiven Formen verdrängen oder neben diesen eine neue Lebensweise erlangen.

Zahlreiche Autoren (Dobzhansky 1939: 93-96, 103, 133; Simpson 1951: 100, 136, 293; Ludwig 1954: 677, 685; Rensch 1954: 10, 14; Heberer 1957: 872, 908)

weisen auf die große Bedeutung isolierter Kleinpopulationen für die Evolution hin. In kleinen Populationen, in denen sich zufällig progressive Mutanten angereichert haben, kann die Selektion schneller angreifen. Individuen mit einem Auslesevorteil setzen sich daher in kleinen Fortpflanzungsgemeinschaften gegenüber den ancestralen Varianten rascher durch als in großen Populationen. Im vorliegenden Fall sind die Verhältnisse des Unter-Alb dafür günstiger als die des Ober-Apt. Da *G. dividens* im Ober-Apt fast regelmäßig und teilweise sehr häufig (über 750 Individuen, vgl. Abb. 4) angetroffen wird, darf man annehmen, daß die Populationen zu dieser Zeit über größere, ± zusammenhängende Areale im nordwestdeutschen Sedimentationsraum verbreitet und nur gelegentlich isoliert waren. Im Unter-Alb dagegen wird *G. dividens* sehr selten. Die Lebensbedingungen in dieser Unterstufe waren so ungünstig (vgl. Kap. III B), daß die Art nur sehr kleine, völlig isolierte Populationen bilden konnte. Es ist daher zu erwarten, daß die phylogenetische Entwicklung, insbesondere die Trennung in zwei Äste, im Unter-Alb weiterhin anhielt. Diese Vermutung konnte durch drei Funde bestätigt werden (Abb. 12, 15, 16).

Aus der Ziegeleigrube Stedum bei Peine (Abb. 12) enthielt nur eine von vielen Proben wenige *Gaudryina*-Individuen, die zwei unterschiedlichen Populationen angehören. Die Auffassung, daß es sich trotz der geringen Individuenzahl um Mischung einer ancestralen und progressiven Population handelt, wird durch etwas verschiedenkörnigen Schalenaufbau, Färbung bzw. Erhaltungszustand von ancestralen und progressiven Individuen wesentlich gestützt. Die gleiche Erscheinung wurde z. B. auch bei der Probe von Georgsdorf 39 (Abb. 10, Kurve h) beobachtet. Unterschiede im Erhaltungszustand gleicher Arten in einer Fauna wer-

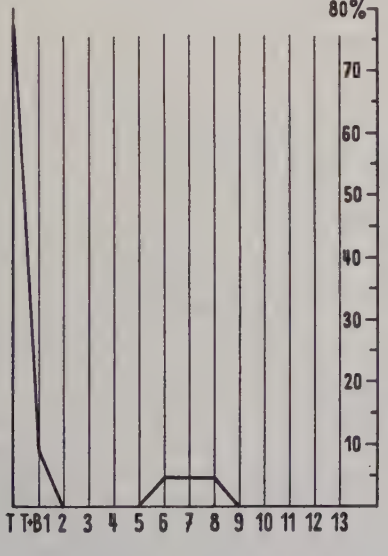


Abb. 12. Unter-Alb-Population von *Gaudryina dividens* (22 Individuen) aus der Ziegeleigrube Stedum bei Peine. (Probenentnahme etwa 3 m von der Oberkante, Aufsammlung 1951.) Die Spaltung der Kurve geht auf eine ancestrale und eine progressive Population, also inhomogenes Material, zurück. — SMF XXVII 4354.

den auch sonst gelegentlich bei Foraminiferen festgestellt (Lutze 1959) und sind auf andere Weise als durch die aufbereitungstechnische Mischung verschiedener Fossillagen kaum erklärbar. Dadurch kann die theoretisch gefolgerte Inhomogenität des Materials bei gespaltenen Kurven (s. Kap. IV A) als bestätigt gelten.

Bemerkenswert ist der hohe Prozentsatz von T-Varianten in der ancestralen Population der Abb. 12. Derartige Populationen konnten also durch Isolation noch bis zum Unter-Alb existieren. Die vollständige Spaltung in zwei Äste bestätigt, daß die sich im höheren Ober-Apt abzeichnende Entwicklung in gleicher Richtung weiter fortschritt. Im mittleren Unter-Alb können die beiden Varianten-Gruppen von *G. dividens* als persistierende Stammlinie (vorwiegend triserial) oder als progressiver Seitenzweig (tri- und biserial) vorliegen. Infolge der geringen Stückzahl ist der Gipfelwert der progressiven Population nicht sicher (T + B 6 bis T + B 8). Ein Teil dieser Varianten besitzt ein etwas flacheres und breiteres biseriales Stadium (Taf. 2 Fig. 29) und deutet damit schon eine Tendenz zu *Spiroplectinata lata* an (vgl. Taf. 2 Fig. 35).

Eine ähnliche Unter-Alb-Kurve liegt von der Bohrung Adorf 1 (Abb. 13 a) vor. (Die Kurven b und c beziehen sich auf *Spiroplectinata*-Arten und werden unten besprochen.) Im Gegensatz zu dem Material aus Stedum handelt es sich bei dieser Kurve aber um eine einzige Population, die nur aufgrund zu geringer Individuenzahl unvollständig ist (vgl. Kap. IV D). Die Teufenlage und die Diagramme der elektrischen Bohrlochsmessungen lassen diese Population in das mittlere Unter-Alb einstufen.

Zahlreiche weitere Schlämmproben des Unter-Alb, die auf *Gaudryina* hin untersucht wurden, enthielten nur andere Arten sandschaliger Foraminiferen. Es wurde oben (Kap. III B) schon dargelegt, daß die Seltenheit von *Gaudryina* durch die Kalkarmut der Unter-Alb-Sedimente erklärt werden kann. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Nordwestdeutschland liegt das Unter-Alb des mediterranen Raumes z. T. in kalkiger Fazies vor. Deshalb konnte man dort ein häufigeres Auftreten von *Gaudryina*-Übergangsformen zu *Spiroplectinata* erwarten, sofern das mediterrane Gebiet überhaupt von dieser Gruppe besiedelt war. Ein etwa 8 m langes Profil steil einfallender Schichten aus dem Helvetikum vom Rehkogelgraben, Oberösterreich (Aufsammlung Dr. Bettenstaedt 1951) lieferte ein sehr reiches Material mit Tausenden von Exemplaren, von denen ein größerer Teil verwertet wurde (Abb. 14). Die Proben entstammen einer Faltenschuppe (Prey 1951: 44, Taf. 7 Fig. 2-4), an deren Flanken Störungen verlaufen, so daß das stratigraphisch Hangende nicht sicher ermittelt werden konnte. Dies gelang erst durch die biometrische Untersuchung der hier vorkommenden *Gaudryina compacta*, die *G. dividens* im mediterranen Raum vertritt. Die phylogenetische Abwandlung ist die gleiche wie die der borealen Form (Verminderung des triserialen und Zunahme des biserialen Stadiums). Diese Übereinstimmung und die nahe Verwandtschaft berechtigen, die Variationskurven von *G. compacta* mit denen von *G. dividens* in

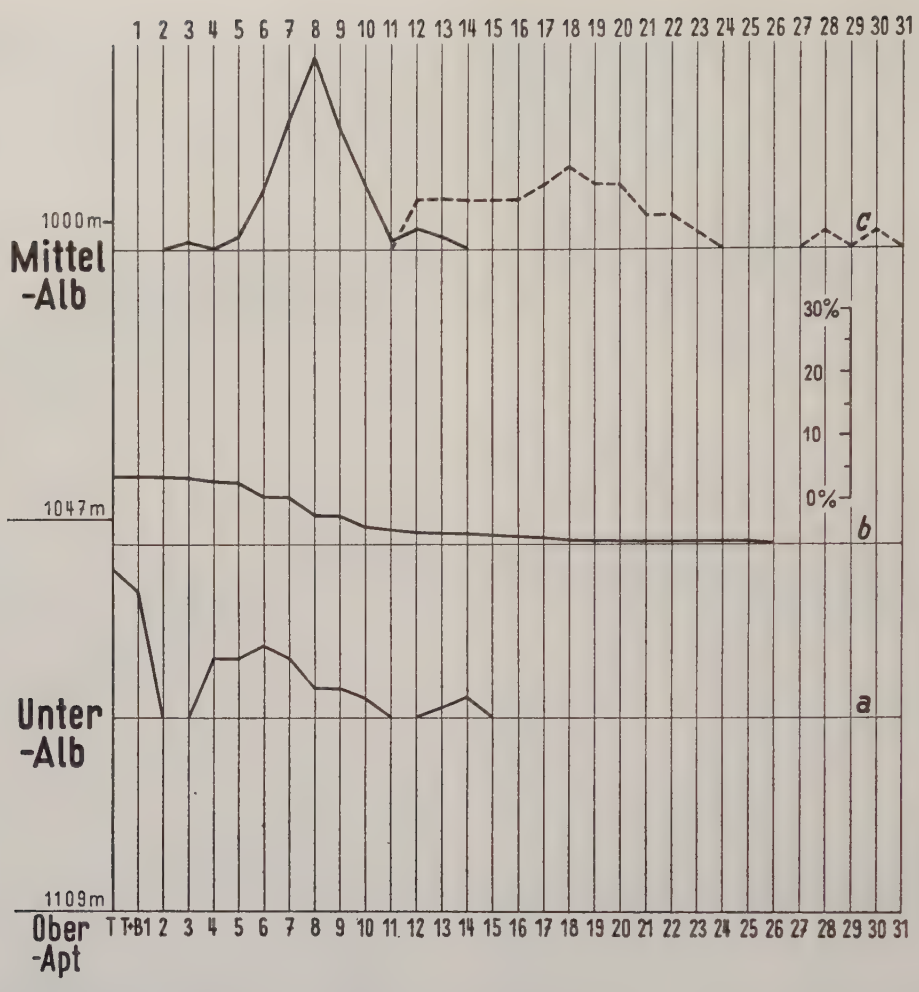


Abb. 13. Vier Populationen aus dem Unter- und Mittel-Alb der Bohrung Adorf 1.
a) Kern 1076-1080·6 m; 63 Individuen. Unvollständige, eine Spaltung der Art vortäuschende Variationskurve von *Gaudryina dividens*. — SMF XXVII 4355.
b) Kern 1050-1053·7 m; 1048 Individuen. *Spiroplectinata lata*. — SMF XXVII 4439.
c) Kern 1002·5-1007 m. Ausgezogene Kurve: *Spiroplectinata annectens*, 96 Individuen; gestrichelte Kurve: *Spiroplectinata complanata*, 39 Individuen. — SMF XXVII 4391, 4404.

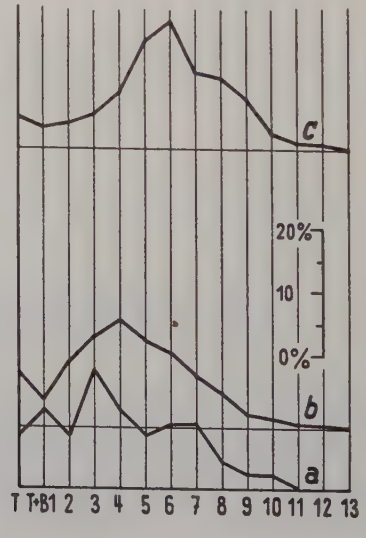


Abb. 14. Drei Unter-Alb-Populationen von *Gaudryina compacta* aus dem Rehkogelgraben, etwa 8 km südlich Vorchdorf, Oberösterreich. Der Abstand zwischen Kurve a und Kurve b beträgt 0·7 m, der zwischen Kurve b und Kurve c 5·5 m. (a: 48 Individuen, b: 1237 Individuen, c: 344 Individuen.) Die Unregelmäßigkeiten der Kurve a beruhen auf der geringen Stückzahl. — SMF XXVII 4368-4370.

Nordwestdeutschland zu vergleichen, obwohl es sich um eine andere Art handelt.

Im Unterschied zu den nordwestdeutschen Unter-Alb-Kurven ist eine Spaltung in zwei Gruppen kaum wahrzunehmen (Abb. 14). Dies ist offenbar darauf zurückzuführen, daß hier nicht kleine isolierte, sondern sehr große Populationen vorlagen, wie die hohen Stückzahlen besagen. Die Kurven vom Rehkogelgraben zeigen eine deutliche Verschiebung der Maxima von T + B 3 bis T + B 6. Nach der phylogenetischen Entwicklung in Nordwestdeutschland sind sie daher in das untere bis mittlere Unter-Alb einzustufen, auf jeden Fall nicht höher als die Populationen von Stedum und Adorf (mittleres Unter-Alb). Vielleicht gehört die tiefste Kurve a noch dem höchsten Ober-Apt an. Durch die biometrischen Messungen ist es also möglich, die Sedimente genauer als bisher einzustufen. Prey (1951: 44) gibt nur ein Unterkreide-Alter an, während die begleitende Foraminiferen-Fauna nach einer Bestimmung von Dr. Bettenstaedt allgemein auf den Bereich Ober-Apt bis Unter-Alb deutet. Ein weiteres Ergebnis ist die Feststellung, daß die vom äußersten Nordflügel aufgesammelte Probe der Kurve c mit Sicherheit aus den stratigraphisch höchsten Schichten stammt, während die mehr aus der Mitte der Faltenschuppe entnommenen Proben a und b älter sind. Zwischen Kurve b und c ist die Verschiebung der Gipfelwerte stärker als zwischen den Kurven a und b. Dies entspricht dem Abstand zwischen den Proben b und c (5·5 m) und den Proben a und b (0·7 m). Man darf daher eine kontinuierliche, gleitende Entwicklung annehmen, deren Richtung mit den nordwestdeutschen Kurven übereinstimmt. Für die Gesamtentwicklung bedeuten die Unter-Alb-Kurven vom Rehkogelgraben eine wichtige Ergänzung der seltenen Funde im nordwestdeutschen Raum.

Auffallend ist die geringe Mächtigkeit der Schichten, aus denen die drei Proben aufgesammelt wurden. Nach der Verschiebung der Kurvenmaxima entspricht der Zeitraum vermutlich etwa der Hälfte des Unter-Alb, das in Nordwestdeutschland fast 200 m mächtig werden kann. Demnach sind etwa 100 m den nur rund 8 m mächtigen, stark reduzierten Sedimenten im Rehkogelgraben gleichzusetzen. Die Sedimentation ist daher in diesem alpinen Gebiet außerordentlich langsam erfolgt. Diese Deutung ist wahrscheinlicher als die Annahme eines schnelleren Entwicklungstempos, da auch in anderen helvetischen Ablagerungen das Unter-Alb sehr geringmächtig ausgebildet ist oder ganz fehlt. M. Richter (1937: 157) und Schmidt-Thomé (1951: 48) geben für das gesamte Alb und Cenoman in Allgäu und Oberbayern nur eine Mächtigkeit von 0 bzw. 2 bis maximal etwa 20 m an.

Nach der stratigraphischen Reihenfolge ist jetzt — wieder aus Nordwestdeutschland — die tiefste, aus der *tardefurcata*-Zone des hohen Unter-Alb stammende Kurve von *Spiroplectinata lata* zu besprechen. Abb. 15 (Bohrung Blumenhagen 101) zeigt deutlich die in der Diagnose erwähnte ungewöhnlich große Variationsbreite der Art. Erstmalig erscheinen Individuen mit bis zu 20 B-Kammern. Bemerkenswert ist das Fehlen von triserialen Exemplaren. Dieses Fehlen, das Maximum bei T + B 7 und die schon erwähnte Andeutung einer Abplattung des B-Stadiums bei einem Exemplar in Stedum (Taf. 2 Fig. 29) sprechen dafür, daß sich

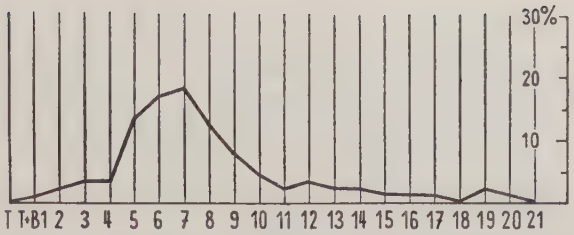


Abb. 15. Stratigraphisch tiefste Kurve von *Spiroplectinata lata* ohne triseriale Individuen, aus der *tardefurcata*-Zone der Bohrung Blumenhagen 101, 3 Kerne von 58-61 m (3 Proben zusammengefaßt); 89 Individuen. — SMF XXVII 4440.

Sp. lata aus progressiven Unter-Alb-Varianten von *G. dividens* entwickelt hat. Damit führt die Evolution des progressiven Seitenzweiges unmittelbar zu einer neuen Gattung.

Abb. 16 stellt wiederum eine nordwestdeutsche *Gaudryina*-Population (Bohrung Georgsdorf 77) dar, die nach der begleitenden Mikrofauna und dem Vergleich der Bohrlochsdiagramme aus der *regularis*-Zone (höchstes Unter-Alb) stammt. Die hohe Stückzahl (365) ist für das *Gaudryina*-arme Unter-Alb ungewöhnlich und erklärt sich daraus, daß die *regularis*-Zone allgemein

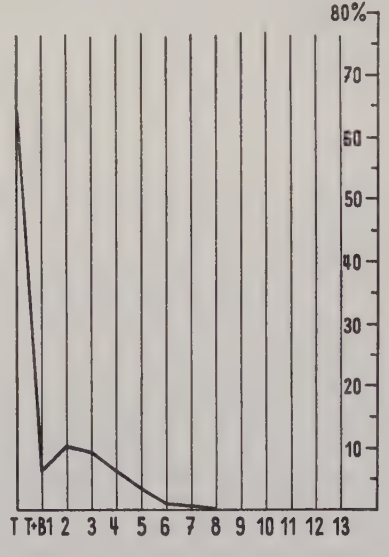


Abb. 16. Eine ungewöhnlich ancestrale Population von *Gaudryina dividens* aus dem höchsten Unter-Alb (*regularis*-Zone) der Bohrung Georgsdorf 77, Kern 450-456 m; 365 Individuen. — SMF XXVII 4356.

in Nordwestdeutschland wieder in zunehmendem Maße kalkschalige Foraminiferen führt (Wicher 1942: 66). Auch in dem vorliegenden Kern 450-456 m der Bohrung Georgsdorf 77 finden sich verhältnismäßig viel Kalkschaler, mit denen *Gaudryina* regelmäßig vergesellschaftet ist (vgl. Kap. III B). Dies entspricht der petrographischen Ausbildung des Kernes als Tonmergelstein.

Der ungewöhnlich hohe Anteil triserialer Individuen und die relativ wenigen tri- und biserialen Exemplare (Abb. 16) lassen diese Population der ancestralen *Gau-*

dryina-Stammlinie zuordnen, die vom mittleren Ober-Apt an in isolierten Fortpflanzungsgemeinschaften persistierte. Die Population von Georgsdorf 77 ist die jüngste der *Gaudryina*-Stammlinie, die beobachtet wurde; sie überschneidet sich zeitlich mit dem ersten Erscheinen der Gattung *Spiroplectinata* (Abb. 15) in der *schrammeni*-Zone (vgl. Kap. V A). Diese Überschneidung bestätigt noch einmal die räumliche Isolation der verschiedenen Populationen.

Variationskurven von *Spiroplectinata lata* sind in der schon erwähnten Abb. 13b (Adorf 1), in der besprochenen Abb. 15 (Blumenhagen 101) und in Abb. 17 (Georgsdorf 26 und 48) dargestellt. Dabei zeigt Abb. 15 den frühesten phylogenetischen Zustand der Art. Mit dem Maximum von T + B 7 und dem Fehlen triserialer Individuen wird der enge Zusammenhang mit dem progressiven Unter-Alb-Seitenzweig etwa in der *schrammeni*-Zone (vgl. Abb. 26) offenbar, aus dem *Sp. lata* hervorgegangen ist. Die folgenden Populationen von *Sp. lata* aus der *regularis*-Zone und dem unteren Mittel-Alb zeichnen sich durch zusätzliche triseriale Varianten aus. Die Population aus Adorf (Abb. 13b) ist progressiver als diejenigen aus Georgsdorf (Abb. 17), die nicht eine so hohe B-Kammerzahl erreichen. Außerdem enthält besonders Kurve b in Abb. 17 noch einen relativ hohen Anteil triserialer Individuen. Da die beiden Georgsdorfer Kurven stratigraphisch etwas höher liegen, handelt es sich dort um eine der schon erwähnten ancestralen Entwicklungsschwankungen, die für die Gesamtentwicklung bedeutungslos sind.

Die schon in Abb. 15 auffallende Variationsbreite von *Sp. lata* hat sich in den stratigraphisch höheren Populationen noch vergrößert. Sie reicht von nur triserialen Individuen bis zu T + B-Varianten mit der extremen B-Kammerzahl 25. Damit sind im Genbestand von *Spiroplectinata lata* die bisher räumlich getrennten ancestralen und progressiven Populationen wieder vereinigt. Offenbar hat hier ein Verschmelzungsprozeß durch Aufhebung der Isolation stattgefunden. Dafür spricht auch die bemerkenswerte Ähnlichkeit von Kurve b in Abb. 17 (*Spiroplectinata lata* im unteren Mittel-Alb) mit Abb. 16 (ancestrale Population von *Gaudryina dividens* im höchsten Unter-Alb), die auf enge Verwandtschaft dieser beiden Populationen deutet. (Eine Erklärung dieser Vorgänge wird in Kap. VII B versucht.)

Die stratigraphisch folgenden Arten, *Sp. annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*, sind dann aus *Spiroplectinata lata* hervorgegangen. Darauf weisen hin die unmittelbare stratigraphische Aufeinanderfolge im unteren Mittel-Alb und die engen morphologischen Beziehungen zwischen diesen Arten (vgl. Kap. II). Besonders deutlich wird dies durch eine Einzelpopulation von *Sp. lata* aus der Bohrung Etzel 20 in Ostfriesland (Abb. 18). Nach der begleitenden Foraminiferen-Fauna gehört diese Probe dem unteren Mittel-Alb an; sie kann jedoch nicht genauer mit denjenigen aus Georgsdorf und Adorf verglichen werden, da in Etzel das Mittel-Alb (auf etwa 30 m) reduziert ist. Nach dem Kurvenverlauf ist sie in eine stratigraphische Position kurz vor dem Erscheinen der *Spiroplectinata annectens* einzuordnen. Die Kurve (Abb. 18) zeigt ein Maximum T + B 6 bis T + B 8, das mit den Gipfelwerten der

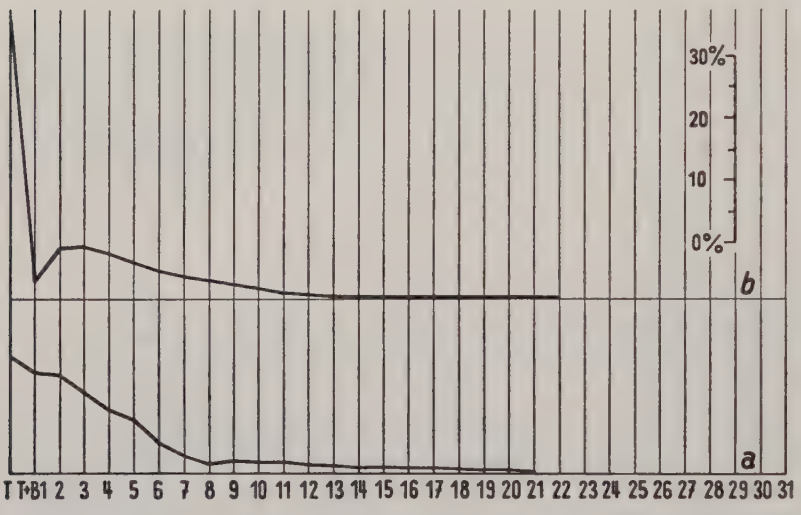


Abb. 17. Zwei Populationen von *Spiroplectinata lata* aus dem unteren Mittel-Alb von Georgsdorf. Vertikalabstand der Kurven nach den Diagrammen elektrischer Bohrlochsmessungen etwa 6 m.

a) Bohrung Georgsdorf 26, Kern 245·9-247·9 m; 299 Individuen. — SMF XXVII 4441.

b) Bohrung Georgsdorf 48, Kern 225-229 m; 1759 Individuen. — SMF XXVII 4442.

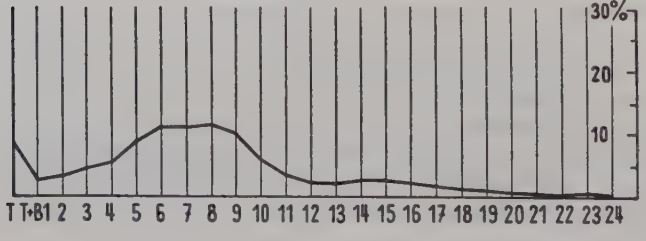


Abb. 18. Population von *Spiroplectinata lata* aus dem unteren Mittel-Alb der Bohrung Etzel 20, Kern 1356-1360·2 m; 610 Individuen. Ein Maximum der Kurve im Bereich T + B 6 bis T + B 8 ergibt eine Ähnlichkeit mit Kurven von *Sp. annectens* und deutet damit den genetischen Zusammenhang zwischen beiden Arten an. — SMF XXVII 4443.

frühesten Funde von *Sp. annectens* übereinstimmt (vgl. Abb. 19, Kurve a). Dem entspricht die morphologische Ähnlichkeit der Varianten etwa zwischen T + B 5 bis T + B 10 mit *Sp. annectens* (kleine schmale Gehäuseform, aber Fehlen von U-Kammern). Trotzdem handelt es sich bei dieser Population zweifellos um *Spiroplectinata lata*, besonders im Hinblick auf die Extremvarianten. Die Population macht aber sowohl in ihrem Kurvenverlauf als auch in der Ausbildung einiger Varianten den Eindruck, daß sich hier bereits allmählich *Sp. annectens* herauszubilden beginnt.

Variationskurven von *Spiroplectinata annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* sind in Abb. 13c und Abb. 19 dargestellt. In Abb. 13 wurden die Populationen nach ihrer Teufenlage und in Abb. 19 durch Vergleich der Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen eingestuft. Während *Sp. annectens* schon aufgrund ihrer Kurven (gekennzeichnet durch die relativ geringe Anzahl der B-Kammern) zu erkennen ist, überschneiden sich die Kurven von *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*. Hier sind vor allem die morphologischen Charaktere für die Bestimmung maßgebend. Außerdem unterscheiden sie sich durch ihre stratigraphische Reichweite. Wohl kommen *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* im höheren Mittel-Alb zusammen vor, aber im tieferen Mittel-Alb ist *Sp. complanata* häufiger, während im Ober-Alb *Sp. bettenstaedti* dominiert (vgl. Abb. 22).

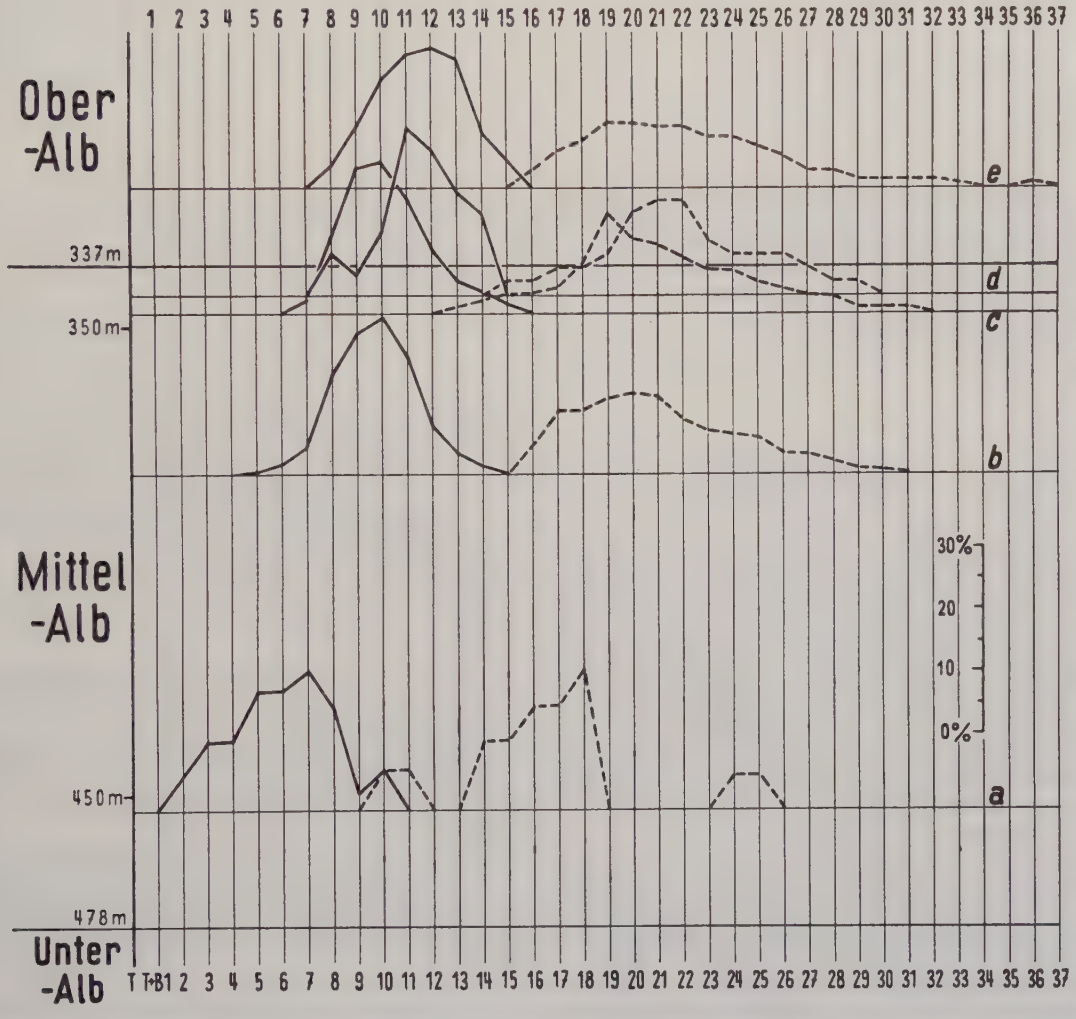


Abb. 19. Zehn Populationen von *Spiroplectinata*-Arten aus dem Mittel- und Ober-Alb von Georgsdorf, kombiniert aus verschiedenen Bohrungen und eingestuft durch Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen in das Normalprofil von Georgsdorf 241. Die Populationen von *Spiroplectinata annectens* sind mit ausgezogenen Kurven dargestellt, die von *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* gestrichelt.

a) Georgsdorf 58, Kern 231 m; *Sp. annectens*, 36 Individuen (SMF XXVII 4392); *Sp. complanata*, 18 Individuen (SMF XXVII 4405).

b) Georgsdorf 47, Kern 230-234 m; *Sp. annectens*, 662 Individuen (SMF XXVII 4393), *Sp. complanata*, 162 Individuen (SMF XXVII 4406).

c) Georgsdorf 74, Kern 230-234 m; *Sp. annectens*, 195 Individuen (SMF XXVII 4394); *Sp. complanata*, 162 Individuen (SMF XXVII 4407).

d) Georgsdorf 80, Kern 250-253 m; *Sp. annectens*, 30 Individuen (SMF XXVII 4395); *Sp. bettenstaedti*, 46 Individuen (SMF XXVII 4414).

e) Georgsdorf 84, Kern 220-224 m; *Sp. annectens*, 112 Individuen (SMF XXVII 4396); *Sp. bettenstaedti*, 133 Individuen (SMF XXVII 4415).

Innerhalb jeder der drei Arten ist vom Mittel- bis zum Ober-Alb eine Weiterentwicklung festzustellen, die der Gesamtentwicklung der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe entspricht (Zunahme der B-Kammern). Dementsprechend wandern die Maxima der Kurven von den älteren zu den jüngeren Populationen von links nach rechts. Diese Verschiebung der Variationsbreiten (Abb. 19) ist — von geringen Schwankungen (Kurve c) abgesehen — sehr regelmäßig und ergibt dieselbe gleitende, kontinuierliche Entwicklung wie die Umwandlung von *Gaudryina compacta* (Abb. 14). Obwohl auch *Gaudryina dividens* im Ober-Apt eine allmähliche Zunahme der biserialen Kammern zeigt, ist die Entwicklung dort stärker von Schwankungen begleitet. Im unteren Mittel-Alb bis unteren Ober-Alb verschieben sich die Gipfelwerte bei *Sp. annectens* von T + B 7 bis T + B 12, bei *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* von T + B 18 bis maximal T + B 22. Unter den *Spiroplectinata*-Arten erreicht *Sp. bettenstaedti* die extremsten Werte. Der triseriale Teil wird verschwindend klein, während das biseriale Stadium bis über 36 Kammern ausbildet.

Die Kurve c in Abb. 13 (Adorf 1) ist nach dem Vergleich der Bohrlochsdiagramme zwischen die Kurven a und b in Abb. 19 einzustufen. Ihre Maxima von T + B 8 und T + B 18 fügen sich in die kontinuierliche Verschiebung der Gipfel (Abb. 19) ein. Auch weiteres untersuchtes Material paßt sich der Entwicklung ein, reichte jedoch wegen zu geringer Stückzahl oder fragmentarischer Erhaltung — die Formen zerbrechen leicht — nicht zu variationsstatistischen Messungen aus.

Wie die gestrichelte Kurve a in Abb. 19 deutlich zeigt, ergeben zu geringe Individuenzahlen (18) unvollständige oder mehrgipfelige Polygone, bei denen der Gipfelwert nicht zuverlässig ist. Trotzdem konnte in diesem Fall die Kurve verwendet werden, da im Hinblick auf die allgemeine Entwicklung Maximum und Variationsbreite etwa den wirklichen Verhältnissen entsprechen dürften. Ein zweites Beispiel eines nicht ganz eindeutigen Maximums stellt Kurve e gestrichelt (Abb. 19) dar, da hier trotz höherer Individuenzahl (133) eine sehr flache Glockenkurve vorliegt. Beide Fälle sollen durch eine andere Art der graphischen Darstellung, die Auftragung als Summenhäufigkeitskurven (Abb. 20), überprüft werden, um genauere Werte zu erhalten.

Dazu wurden auf Wahrscheinlichkeitspapier (copyright Schleicher und Schüll, Düren/Rhl.) die Summenhäufigkeitsprozente aufgetragen. Diese Methode empfiehlt Daeves (1952: 14), weil durch die Darstellung in Summenprozentlinien weitgehend Zufallsabweichungen in der Besetzung der einzelnen Klassen ausgeglichen werden. Daeves & Beckel (1948: 20) führen aus:

„Die Ordinate ist als Summenprozent-Teilung (Σ (%)) nach dem Gauß-Integral in der Weise geteilt, daß eine Gauß'sche Normalverteilung, die darin eingetragen wird, als gerade Linie erscheint und sich daher leicht als solche erkennen und ergänzen läßt. Für eine einheitliche Verteilung genügen dann wenige Punkte, um den Gesamtverlauf der Verteilung festzulegen."

Der Mittenwert (unterhalb bzw. oberhalb dessen 50% aller Werte liegen) entspricht dem Schnittpunkt der Summenprozentlinien mit der 50%-Linie der Ordinate. Die Streuungsgrundspanne T_{90} umfaßt symmetrisch zum Normalwert 90% aller Werte (sie entspricht dem Abstand dieser beiden Grenzwerte auf der Merkmals-Skala). Bisher wurde in der Statistik meist die mittlere quadratische Streuung σ — sie entspricht der Spanne T_{68} — benutzt (Daeves & Beckel 1948: 28). „In der Großzahl-Forschung wird aber als Streuungsmaß die T_{90}-Spanne vorgezogen, weil sich gezeigt hat, daß ihr Bereich im allgemeinen mit demjenigen Bereich übereinstimmt, den man üblicherweise als noch normal zu bezeichnen pflegt." Deshalb wurde auch hier die T_{90}-Spanne verwendet.

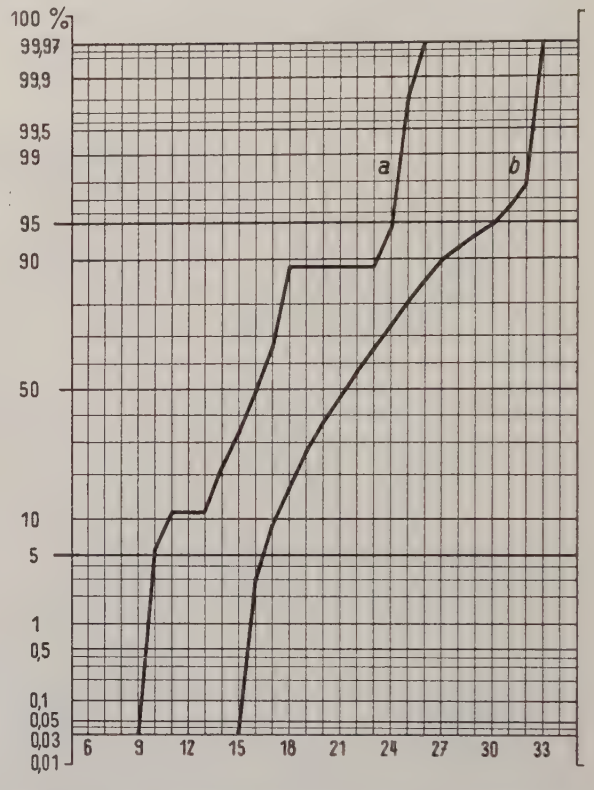


Abb. 20. Zwei Summenhäufigkeitskurven (Wahrscheinlichkeitspapier von Dr. A. Beckel, copyright bei Schleicher & Schüll, Düren/Rhl.).
a) = Abb. 19a gestrichelt (*Spiroplectinata complanata*, 18 Individuen).
b) = Abb. 19e gestrichelt (*Sp. bettenstaedti*, 133 Individuen).
Die Schnittpunkte der Summenhäufigkeitskurven mit der 50%-Linie geben die Mittenwerte an. Der Bereich zwischen der 5%- und 95%-Linie stellt die Streuungsgrundspanne (T_{90}) dar und umfaßt alle als noch normal geltenden Varianten.

Die Kurve a der Abb. 20 (= gestrichelte Kurve a in Abb. 19) zeigt, daß die Fehler durch zu geringe Individuenzahl auch in der Summenhäufigkeitskurve zum Ausdruck kommen und diese damit keine exakteren Ergebnisse liefert als eine Glockenkurve. Trotzdem könnte der Mittenwert von T + B 16 in Abb. 20 den wahren Verhältnissen näher kommen als der Gipfel bei T + B 18 in Abb. 19. Ein besseres Resultat ergibt Kurve b in Abb. 20 (= Kurve e gestrichelt in Abb. 19) mit einem Mittenwert zwischen T + B 21 und T +

B 22, der gegenüber dem Wert T + B 19 (Abb. 19) nach rechts verschoben und hinsichtlich der phylogenetischen Gesamtentwicklung wahrscheinlicher ist. Daraus ergibt sich, daß diese Methode bei flachen Glockenkurven mit nicht zu geringer Individuenzahl (mehr als 100) zur Ermittlung des Maximums exakter als die Binominalkurve ist.

Mit den hier behandelten Populationen wurden alle zur Verfügung stehenden reichen Proben erfaßt. Aus dem Ober-Apt wurden zwei Standardprofile (Dollbergen und Georgsdorf) untersucht, um festzustellen, inwieweit die phylogenetische Entwicklung der Gruppe an zwei etwa 210 km voneinander entfernten Fundpunkten Nordwestdeutschlands in gleicher Weise verläuft. Aus dem Unter-Alb waren trotz großen Untersuchungsmaterials in Nordwestdeutschland nur 4 Populationen für biometrische Messungen individuenreich genug. Daher wurde zur Ergänzung ein reicheres Material aus Österreich herangezogen. Im Mittel-Alb und unteren Ober-Alb wurden neben einer Probe aus Etzel Bohrungen der Ölfelder Georgsdorf und Adorf ausgewertet, um die Phylogenie von *Spiroplectinata* zu verfolgen. Dies erschien ausreichend, da das Material aus Georgsdorf und Adorf einmal relativ reich, zum anderen gut horizontiert ist und daher die beobachtete, gleichmäßige kontinuierliche Entwicklung mindestens für ganz Nordwestdeutschland gültig sein dürfte.

Vier weitere Variationskurven (Bramstedt, Bekum und Lehrte) werden in Kap. V B besprochen, um die stratigraphische Anwendbarkeit der biometrischen Messungen zu zeigen. Mit diesen Kurven sind insgesamt 17 955 Exemplare aus 60 Populationen zu je 18 bis 1759 Individuen variationsstatistisch ausgewertet worden, so daß ein hoher Sicherheitsgrad der Aussagen gewährleistet ist. Die bisher behandelten Kurven bilden die Grundlage einer zusammenfassenden Darstellung (Abb. 26), auf die in Kap. VII A eingegangen wird.

Alter	Herkunft	Art	Durchschnittliche Kammerzahl des T-Stadiums bei tri- und biserialen Individuen
unteres Ober-Alb	Georgsdorf 84: Kern 220-224 m, obere Hälfte	*Spiroplectinata bettenstaedti*	2·4
höheres Mittel-Alb	Georgsdorf 92: Kern 300-307 m		3
	Georgsdorf 80: Kern 250-253 m		3
	Georgsdorf 84: Kern 300-304 m		3
unteres Ober-Alb	Georgsdorf 84: Kern 220-224 m, obere Hälfte	*Spiroplectinata annectens*	3·6
höheres Mittel-Alb	Georgsdorf 84: Kern 300-304 m		4·5
mittleres Unter-Alb	Adorf 1: Kern 1076-1080·6 m	*Gaudryina dividens* (progressive Varianten)	9·6
	Stedum		10·5
Grenze Apt/Alb	Georgsdorf 39: Kern 363·6-368·6 m	*Gaudryina dividens*	11·7
mittleres Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 217·6-225 m, K3		17·4
unteres Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 268·8-276 m, K7		20·7
	Dollbergen 1007: Kern 268·8-276 m, K5		22·2

Tabelle 1.

D. Zeitliches Verhalten der Kammerzahlen.

Die Änderung des Bautyps von *Gaudryina* zu *Spiroplectinata* geht u. a. wesentlich auf die Zunahme der biserial angeordneten Kammern unter gleichzeitiger Abnahme der triserialen zurück. Die Zunahme der biserialen Kammern ist aus den Variationskurven (Abb. 5-7, 9-19 und 23-25) zu ersehen. Die Abnahme der triserialen Kammern bei den drei- und zweizeiligen Individuen sei an einigen Zahlen aufgezeigt (Tab. 1).

Wie aus der Tabelle hervorgeht, wird bei den *Spiroplectinata*-Arten der triseriale Anfangsteil weitgehend reduziert, bei *Sp. bettenstaedti* verschwindet er fast ganz. Die Gesamtkammerzahl (T- und B-Stadium) bleibt aber durch die Entwicklung hindurch im großen und ganzen dieselbe. Sowohl bei *Gaudryina* als auch bei *Spiroplectinata* besteht also eine einfache Relation: Zunahme der B-Kammern auf Kosten der T-Kammern. Trotzdem ist innerhalb jeder Art eine geringfügige Veränderung der Gesamtkammerzahl festzustellen. Jede Art beginnt nämlich mit einer geringeren Anzahl von Kammern, steigert sie aber im Laufe der Entwicklung, bis sie eine bestimmte Kammerzahl erreicht, die bei allen Arten — mit Ausnahme von *Sp. annectens* — ungefähr gleich ist. Dafür folgen einige Beispiele (Tab. 2).

Alter	Herkunft	Art	Durchschnittliche Gesamtkammerzahl
unteres Ober-Alb	Georgsdorf 84: Kern 220-224 m	*Spiroplectinata bettenstaedti*	23·7
höheres Mittel-Alb	Georgsdorf 80: Kern 250-253 m		23·2
unteres Ober-Alb	Georgsdorf 84: Kern 220-224 m	*Spiroplectinata annectens*	16·5
höheres Mittel-Alb	Georgsdorf 84: Kern 300-304 m		15·3
mittleres Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 217·6-225 m, K3	*Gaudryina dividens*	25
unteres Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 244·8-247·8 m, K1		23·9
	Dollbergen 1007: Kern 268·8-276 m, K5		22·2

Tabelle 2.

Die Vermehrung der Gesamtkammerzahl innerhalb der einzelnen Arten ist parallel als Größensteigerung auch morphologisch zu erkennen. Gesteigertes Größenwachstum am Ende einer Entwicklung ist eine häufig beobachtete Erscheinung. Daß hier gleichzeitig die Gesamtkammerzahl anwächst, könnte mit zunehmender Anpassung an Lebensweise und Umwelt in Zusammenhang stehen. Die geringere Kammerzahl bei *Sp. annectens* ist artspezifisch (vgl. Kap. II). Sie ist die kleinste und schmalste *Spiroplectinata*-Art, hat jedoch ihre Schalenlänge durch ein stark entwickeltes uniseriales Stadium vergrößert und dadurch vielleicht einen gewissen Ausgleich gegenüber ihrer geringeren Gesamtkammerzahl geschaffen (vgl. Taf. 2).

Die Reduktion der T-Kammern ist durch die Entwicklung des B-Stadiums verständlich, da eine bestimmte Gesamtkammerzahl von den Individuen, bzw. der Art nicht überschritten wird. Bemerkenswerterweise nimmt außerdem die T-Kammerzahl bei den nur triserialen Individuen von *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata lata* im großen und ganzen ab. Um dies zu zeigen, wurden die Durchschnittswerte der Kammerzahlen von T-Varianten verschiedenaltriger Populationen ermittelt. Da sich gleichzeitig ein Zusammenhang mit dem prozentualen Anteil der T-Individuen innerhalb der Gesamtpopulation ergibt, wurden auch diese Werte zusammengestellt (Tab. 3).

Diese Zahlen sind zur Veranschaulichung noch einmal in Abb. 21 als Kurven dargestellt. Die Häufigkeit der T-Varianten wechselt in jeder Population, wie

Alter	Herkunft	Art	Durchschnittliche Kammerzahl der T-Individuen	Prozentualer Anteil von T-Individuen an der Population
unteres Mittel-Alb	Etzel 20: Kern 1356-1360·2 m (Abb. 18)	*Spiroplectinata lata*	12·1	8·4%
	Georgsdorf 48: Kern 225-229 m (Abb. 17b)		18·7	44·8%
	Georgsdorf 26: Kern 245·9-247·9 m (Abb. 17a)		17·5	18·8%
Grenze Unter-Mittel-Alb	Adorf 1: Kern 1050-1053·7 m (Abb. 13b)		13·9	10·5%
hohes Unter-Alb	Georgsdorf 77: Kern 450-456 m (Abb. 16)	*Gaudryina dividens*	15·6	62%
mittleres Unter-Alb	Adorf 1: Kern 1076-1080·6 m (Abb. 13a)		13·5	23·6%
	Stedum (Abb. 12)		16·5	77·1%
Grenze Apt/Alb	Georgsdorf 39: Kern 363·6-368·6 m (Abb. 10h)		17·6	61·9%
höchstes Ober-Apt	Georgsdorf 37: Kern 200-204·8 m, Kopf (Abb. 11b)		17·5	19%
	Georgsdorf 37: Kern 200-204·8 m, Krone (Abb. 11a)		17·8	48·1%
unteres Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 244·8-247·8 m K1		20·5	16·9%
unterstes Ober-Apt	Dollbergen 1007: Kern 268·8-276 m K7		21·5	45%
	Dollbergen 1007: Kern 268·8-276 m K5		17·8	52·8%
	Mittellandkanal (Abb. 5)		18·5	80%

Tabelle 3.

auch aus den in Kap. IV C besprochenen Variationskurven zu ersehen ist. Die höchste Kammerzahl der T-Individuen zeigt sich im untersten Ober-Apt (21·5), die niedrigste (12·1) im unteren Mittel-Alb. Aufschlußreich ist ein Vergleich der Häufigkeits-Kurve I mit der Kammerzahl-Kurve II (Abb. 21). Während sich im Ober-Apt keine eindeutige Beziehung erkennen läßt, entsprechen sich die beiden Kurven im Unter- und Mittel-Alb in ihrem Verlauf so weitgehend, daß hier ein gesetzmäßiger Zusammenhang vorliegen dürfte. In diesen Unterstufen ist die durchschnittliche Kammerzahl der T-Individuen regelmäßig dann am größten, wenn auch der prozentuale Anteil der T-Individuen innerhalb der Population relativ hoch ist.

Es wurde schon oben erwähnt, daß die phylogenetische Entwicklung der Gruppe auf den Selektionsvorteil des biserialen Stadiums zurückzuführen ist. Ein derartiger Vorteil kann sich aber erst im Laufe längerer Zeiträume auswirken und hat, wie auch die Variationskurven zeigen, im Ober-Apt nur zu einer langsamen Vermehrung der T + B-Individuen bzw. der B-Kammerzahl geführt. Die konkurrenzüberlegenen progressiven Varianten schränken den Lebensbereich der ancestralen T-Individuen ein, indem sie nicht nur ihre relative Anzahl, sondern offenbar auch die Ausbildung ihrer Kammern herabsetzen. Dies mag auf Nahrungskonkurrenz beruhen, da sowohl die Individuenzahl als auch die Kammerausbildung u. a. von der Menge der vorhandenen Nahrung beeinflußt wird (Doflein-Reichenow 1949: 232).

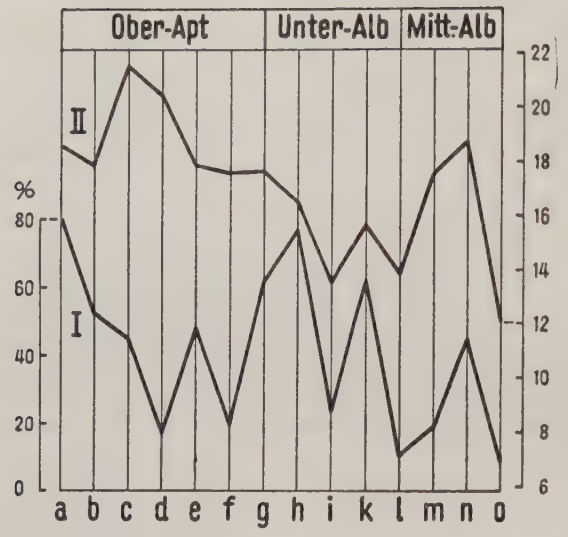


Abb. 21. Häufigkeit und Kammerzahl triserialer Individuen von *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata lata* im Ober-Apt bis unteren Mittel-Alb.

Kurve I: Häufigkeit als prozentualer Anteil an der Gesamtpopulation.
Kurve II: Durchschnittliche Kammerzahl.
Die Werte stammen aus folgenden Populationen:

a) = Abb. 5 (Mittelland-Kanal)
b) = Bohrung Dollbergen 1007, Kern 268·8-276 m K5
c) = Bohrung Dollbergen 1007, Kern 268·8-276 m K7
d) = Bohrung Dollbergen 1007, Kern 244·8-247·8 m K1
e) = Abb. 11a (Georgsdorf 37)
f) = Abb. 11b (Georgsdorf 37)
g) = Abb. 10h (Georgsdorf 39)
h) = Abb. 12 (Stedum)
i) = Abb. 13a (Adorf 1)
k) = Abb. 16 (Georgsdorf 77)
l) = Abb. 13b (Adorf 1)
m) = Abb. 17a (Georgsdorf 26)
n) = Abb. 17b (Georgsdorf 48)
o) = Abb. 18 (Etzel 20).

Der übereinstimmende Verlauf der Kurven I und II im Unter- und Mittel-Alb deutet auf eine verstärkte Nahrungskonkurrenz zwischen progressiven und ancestralen Varianten (vgl. Text).

Im Unter-Alb sind nun die Populationen weitgehend isoliert gewesen, so daß sich entweder die progressiven Varianten besser durchsetzen oder die ancestralen ± konkurrenzlos erhalten konnten. Das hatte bei den isolierten ancestralen Populationen eine relative Häufigkeit der T-Varianten mit gleichzeitig hoher T-Kammerzahl zur Folge. Bei fehlender Isolation, also Konkurrenz, mußten jedoch T-Variantenhäufigkeit und T-Kammerzahl absinken, besonders wenn in einer Population überwiegend hochentwickelte progressive Individuen vorhanden waren. Da erst im Unter-Alb stärkere Isolation vorlag, konnte diese Beziehung auch erst hier klar zum Ausdruck kommen.

Es ist darauf zu achten, ob die Variationskurven eine — wie bei den meisten Proben — oder zwei Populationen erfaßt haben wie in Georgsdorf 39 (Abb. 10, Kurve h) und Stedum (Abb. 12). Hier deutet schon die zweigipfelige Ausbildung der Kurven darauf, daß verschiedene Populationen in einer Probe vereinigt sind, was durch die unterschiedliche Beschaffenheit der ancestralen und progressiven Exemplare bestätigt wird (Kap. IV C). (Der prozentuale Anteil an T-Individuen wurde bei der Bohrung Georgsdorf 39 in Abb. 21 nur von der ancestralen Population berechnet.)

Ein gespaltenes Kurvenbild wie Abb. 12 (Stedum) zeigt auch Kurve a in Abb. 13 (Adorf 1). Da aber nach Abb. 21 in Adorf 1 gleichzeitig geringe Häufigkeit und geringe Kammerzahl vorliegen, hat offenbar Nahrungskonkurrenz bestanden. Im Gegensatz zu Stedum muß man hier also eine einzige Population annehmen, wobei die Kurve a in Abb. 13 trotz 63 Individuen als unvollständig anzusehen ist. Es wurde schon in Kap. IV A darauf hingewiesen, daß es bei mehrgipfeligen Kurven und geringer Individuenzahl nicht immer möglich ist zu entscheiden, ob verschiedene Populationen oder zufällige Unregelmäßigkeiten einer unvollständigen Kurve vorliegen. Allgemein dürfte aber an einem gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Häufigkeit und Kammerzahl triserialer Individuen nicht zu zweifeln sein, da er in mindestens 6 weiteren Populationen des Unter- und Mittel-Alb (Abb. 21) eindeutig hervortritt. Dieser Zusammenhang kann als weitere Bestätigung der Bedeutung von Selektionsvorteil und Isolation für die Evolution angesehen werden.

V. Stratigraphie.

Für die Ermittlung des phylogenetischen Ablaufs und die stratigraphische Verwendbarkeit der Arten war es notwendig, die Variationskurven in die paläontologische Zeitskala einzuhängen. Dies erfolgte auf dreierlei Weise:

1. durch Funde leitender Makrofossilien (Cephalopoden und Lamellibranchiaten),
2. durch die begleitende Foraminiferen- und Ostracoden-Fauna, die durch frühere Makrofossilfunde mit der Zonengliederung verknüpft ist (vgl. Eichenberg 1933, 1935a, 1935b; Hecht 1937, 1938; Wicher 1942; Bettenstaedt 1952),
3. durch den Vergleich von Diagrammen elektrischer Bohrlochsmessungen (der Potential-, besonders aber der Widerstandskurven), durch die sicher eingestufte Teufenbereiche von einer Bohrung auch in weniger gut gegliederte Profilabschnitte anderer Bohrungen übertragen werden können. (Dies gilt besonders für das Erdölfeld Georgsdorf.)

In den Fällen, in denen Makrofossilien fehlen und auch die Mikrofauna nur eine allgemeine Bestimmung — wie Ober-Apt oder Unter-Alb — zuläßt, sind genauere Einstufungen in Bohrungen durch die Teufenlage der Probe im Vergleich zu den Schichtgrenzen möglich.

A. Verknüpfung mit der Cephalopoden-Gliederung.

Den Untersuchungen wurde folgende Zoneneinteilung des nordwestdeutschen Apt und Alb zugrundegelegt:

Cenoman	*Schloenbachia* sp. sp.
Ober-Alb	*Pervinquieria inflata* (Sowerby)
Mittel-Alb	*Euhoplites lautus* (Sowerby) *Anahoplites intermedius* Spath *Hoplites dentatus* (Sowerby) *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim)
Unter-Alb	*Leymeriella regularis* (Orbigny) *Leymeriella tardefurcata* (Leymerie) *Leymeriella schrammeni* (Jacob) *Acanthohoplites jacobi* (Collet) *Acanthohoplites nolani* (Seunes)
Ober-Apt	*Parahoplites schmidti* Jacob & Tobler *Neohibolites clava* Stolley
Unter-Apt	*Deshayesites deshayesi* (Leymerie) *Deshayesites bodei* (Koenen)

Die Gliederung des Apt gründet sich auf Kumm (1937), die des Alb auf Spath (1923a, 1923b, 1923-1943), Stolley (1937), Brinkmann (1937) und Seitz (1956a, 1956b). Die Zonenfolgen von Stolley (1911) und Riedel (in Dacqué 1942: 48) weichen von dieser etwas ab. Nach freundlicher mündl. Mitteilung von Prof. Dr. O. Seitz, der die hier benutzte Zoneneinteilung überprüft hat, kennt man bisher in Nordwestdeutschland nicht alle im höchsten Mittel-Alb und Ober-Alb auftretenden Zonen-Ammoniten der englischen Gliederung von Spath. Dies ist teilweise darauf zurückzuführen, daß die Erhaltungsbedingungen für Ammoniten in Nordwestdeutschland sehr viel ungünstiger als in England sind (vgl. Seitz 1956a: 643, 644). Deshalb wurden der Gliederung nur die bisher in Nordwestdeutschland gefundenen Arten zugrundegelegt.

An Stelle der seltenen Ammoniten des Mittel-Alb werden häufiger *Inoceramus sulcatus* Park. und *I. concentricus* Park. gefunden. Man hat früher das nordwestdeutsche Mittel-Alb in „Concentricus-Schichten" (tieferes Mittel-Alb) und „Sulcatus-Schichten" (höheres Mittel-Alb) unterteilt (vgl. Wicher 1942: 66). Diese Gliederung ist jedoch nach Seitz (1956b, Tab. 1) ungenau, da sich beide Inoceramen-Arten im Grenzbereich Mittel-/Ober-Alb stratigraphisch überschneiden. Außerdem reicht *I. sulcatus* nach Stolley (1937: 50) bis in das mittlere Ober-Alb.

Ein weiterer, in der älteren Literatur (u. a. Reuss 1863, Stolley 1911) anzutreffender Name — „Minimuston" — stellt nach Beurteilung von Prof. Dr. Seitz eine Faziesbezeichnung dar, ähnlich wie der hangende „Flammenmergel". Trotzdem dürfte der Minimuston etwa dem Mittel-Alb entsprechen, da *Neohibolites minimus* (List.) vorwiegend in dieser Unterstufe auftritt (Stolley 1911: 65; Seitz 1943: 354).

Ebenso findet man in älteren Angaben für das höhere Ober-Apt die Bezeichnung „Inflexus-Zone". Obwohl nach Mitteilung von Dr. F. Schmid zur genaueren Kenntnis der Vertikalverbreitung von *Neohibolites inflexus* Stoll. noch weitere Aufsammlungen notwendig sind, da sich diese Art kontinuierlich aus *N. clava* Stoll. entwickelt hat (Stolley 1911: 43), kann die Bezeichnung „Inflexus-Zone" doch etwa mit der *schmidti*-Zone gleichgesetzt werden (Stolley 1911: 20). Der Begriff „Leymeriellen-Schichten" ist nach der angegebenen Zonen-Gliederung eindeutig.

Für die Gleichstellung der Foraminiferen-Gliederung der nordwestdeutschen Unterkreide spielt der Mittelland-Kanal bei Wenden, N Braunschweig, eine besondere Rolle (Eichenberg 1932, 1933, 1935a, 1935b; Kumm 1937; Hecht 1937, 1938). Aus diesem Kanalaufschluß stammt auch die *Gaudryina*-Population der unteren *clava*-Zone (Abb. 5).

Aus der Bohrung Dollbergen 1007 liegen nur wenige Makrofossilfunde (det. Seitz) vor:

bei 197 m	*Sanmartinoceras* sp.
von 246-255 m	*Aconeceras* sp.
von 268·8-276 m	*Neohibolites* cf. *ewaldi* (Stromb.) oder *N.* cf. *clava* Stoll. (häufig).

Während *Sanmartinoceras* und *Aconeceras* nur allgemein ein Apt-Alter bestätigen, deutet der *Neohibolites*-Fund auf *deshayesi*- oder *clava*-Zone. Da der Kern von 268·8-276 m nach der Foraminiferen-Fauna schon dem Ober-Apt angehört, dürfte es sich hier um die *clava*-Zone handeln. Damit entsprechen die tiefsten Variationskurven aus der Bohrung Dollbergen 1007 (Abb. 6a-b) der *clava*-Zone. Die große Mächtigkeit des Ober-Apt von 118 m (vgl. Abb. 4 und 9) spricht für eine vollständige Sedimentation und damit auch für das Vorhandensein der *schmidti*-Zone. Diese Annahme wird durch einen Vergleich der Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen bestätigt. Nach einer Beurteilung durch Dr. Schuster entspricht das höchste Ober-Apt (165 bis etwa 209 m) in Dollbergen 1007 stratigraphisch dem hohen Ober-Apt von Georgsdorf. Da in Georgsdorf die *schmidti*-Zone nachgewiesen ist, liegt sie wahrscheinlich auch in Dollbergen vor. Für den Bereich von 209-283 m ist kein sicherer Vergleich der Diagramme möglich, so daß die *clava*-Zone in Dollbergen relativ mächtiger sein kann als in Georgsdorf (vgl. unten).

Von Georgsdorf werden zahlreiche Makrofossilfunde berichtet (Breyer & Lögters 1949: 261). Im Ober-Apt sind *Aucellina aptiensis* (Orb.) und *Neohibolites* cf. *inflexus* Stoll. die wichtigsten, in der Hauptsache auf die *schmidti*-Zone beschränkten Arten. Diese beiden Leitformen bestimmte auch Dr. K. Staesche aus der Bohrung Georgsdorf 17 (*A. aptiensis* bei 212 m, *N.* cf. *inflexus* bei 272 m). Da die Teufe 272 m nach dem Diagramm dem tieferen Teil des Ober-Apt (etwa 32 m über der Basis des Ober-Apt) entspricht, dürfte die *schmidti*-Zone in Georgsdorf den weitaus größten Teil dieser Unterstufe einnehmen. Für das Überwiegen der *schmidti*-Zone spricht weiterhin, daß auch in anderen Bohrungen meist nur *Neohibolites* cf. *inflexus* gefunden wurde; z. B. von Dr. H. Lögters in Georgsdorf 25 bei etwa 200 m (≈ 31 m über der Basis des Ober-Apt) und in Georgsdorf 27 bei etwa 406 m (≈ 24 m über der Basis). Danach bleiben für die *clava*-Zone in Georgsdorf nur etwa 20-30 m, während bei einer durchschnittlichen Gesamtmächtigkeit

des Ober-Apt von 110 m die *schmidti*-Zone 80-90 m mächtig ist.

Die *clava*-Zone scheint in ganz Nordwestdeutschland geringer mächtig als die *schmidti*-Zone ausgebildet zu sein. Kumm (1937: 36, 38) gibt beim Mittelland-Kanal für die *schmidti*-Zone 25 m und für die *clava*-Zone 13 m an. Auch hat Riedel (in Dacqué 1942: 48) die *clava*-Zone in seiner Ammoniten-Gliederung nicht besonders hervorgehoben. Die *clava*-Zone erscheint in Georgsdorf besonders geringmächtig, so daß eine Schichtreduktion denkbar ist. Ein Hinweis dafür wäre auch, daß in der Bohrung Georgsdorf 81 das unterste Ober-Apt (Kern 537-542 m) in seinen Schlämmrückständen Quarzkörnchen, Brauneisenooide und etwas Glaukonit führt, die in den übrigen Apt-Mergeln nie beobachtet werden. Ebenso erwähnen Dr. B. Bessin und Dr. H. Lögters bei der petrographischen Beschreibung des Tonmergelsteins von 540-542 m „grobklastische Einlagerungen, die aus bis 2 mm großen Quarzen, Pyriten, Phosphoriten und vereinzelten Brauneisengeröllchen bestehen". Derartige Einlagerungen können auf eine schwache Transgression oder auf Flachwasserfazies deuten, in der weniger Sediment als bei reinen Tonmergeln abgelagert wurde.

Die Geringmächtigkeit der *clava*-Zone in Georgsdorf könnte evtl. erklären, daß sich die Kurven aus dem unteren Ober-Apt mit den entsprechenden von Dollbergen nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Vielleicht ist in Georgsdorf die unterste *clava*-Zone nicht ausgebildet, da dort (Abb. 10) die in Dollbergen (Abb. 9) beobachteten ancestralen Entwicklungsstadien von *Gaudryina dividens* fehlen. Es fällt jedoch auf, daß auch die Populationen aus dem höheren Ober-Apt von Georgsdorf allgemein progressiver sind als die von Dollbergen. Wahrscheinlich ist die weiter fortgeschrittene Entwicklung auf den Raum Georgsdorf beschränkt, dessen Populationen von dem Meeresteil im Raum Dollbergen isoliert waren. Hierauf könnten auch die Mächtigkeitsverhältnisse in Abb. 1 deuten, nach der die Braunschweiger Bucht durch dazwischenliegende geringere Apt-Mächtigkeiten vom Emsland getrennt ist. Es würde sich also dort nicht um eine kurzfristige Isolation handeln, wie sie sich aus den unregelmäßigen Schwankungen im Entwicklungsablauf ergibt, sondern um eine während der gesamten Zeit des Ober-Apt ± andauernde Trennung der Populationen.

Aus dem Unter-Alb liegen nur wenige Makrofossilfunde vor. Aus der Ziegelei Stedum bei Peine (Abb. 2) bestimmte Prof. Dr. Seitz einen Fund als *Acanthohoplites* cf. *uhligi* (Anthula). Er bestätigt nur das nach der Mikrofauna schon bekannte Unter-Alb-Alter, da die Gattung in den Leymeriellen-Schichten oder tiefer, also im gesamten Unter-Alb vorkommt. Die Übergangsformen von *Gaudryina dividens* aus Stedum können aber nach ihrer Entwicklungshöhe mit denen von Adorf 1 verglichen werden (Taf. 2 Fig. 29 und 30). In Adorf 1 liegt nach Mächtigkeiten und Vergleich der Widerstandskurven eindeutig mittleres Unter-Alb vor, also vermutlich *schrammeni*-Zone oder ein unmittelbar benachbarter Horizont.

Die frühesten Funde von *Spiroplectinata lata* stammen aus der *schrammeni*-Zone in der Ziegelei Schwicheldt (MTB 3626, Haimar), etwa 3 km NE der Ziegelei Stedum (Abb. 2). Die Einstufung gründet sich auf *Leymeriella schrammeni schrammeni* (Jacob) und *Desmoceras keilhacki keilhacki* Wollemann (vgl. Brinkmann 1937). Für das Auftreten der *Sp. lata* in der *tardefurcata*-Zone sind ihre Funde aus der Ziegelei Altwarmbüchen (MTB 3525, Großburgwedel, Abb. 2) wichtig. Brinkmann (1937: 4) erwähnt von dort *Leymeriella tardefurcata tardefurcata* (Leym.); die gleiche Unterart wurde auch von Dr. F. Schmid anhand eines weiteren Fundes von Altwarmbüchen aus der Sammlung der Mobil Oil A.G. bestimmt. Außerdem bestätigen *Sp. lata*-Funde aus der Bohrung Hebelermeer 4 (Abb. 1) ihr Auftreten in der *tardefurcata*- und auch *regularis*-Zone. Es fehlen hier zwar Makrofossilien, doch sind diese Zonen durch die begleitende Mikrofauna bestimmt.

Das Mittel-Alb wurde in Georgsdorfer Bohrungen von Dr. Lögters mehrfach durch *Inoceramus concentricus* Park. wahrscheinlich gemacht:

Georgsdorf 60	bei 275-277 m
Georgsdorf 85	bei 220-225 m
Georgsdorf 102	bei 400-404·5 m.

Auch in der Bohrung Adorf 1 (Kern 1002·5-1007 m) wurde von Dr. Lögters *Inoceramus* cf. *concentricus* gefunden; aus demselben Kern liegen vor je eine Population von *Spiroplectinata annectens* und *Sp. complanata* (Abb. 13, Kurve c). Damit wird das Vorkommen der *Spiroplectinata*-Arten im Mittel-Alb bestätigt, ebenso wie im Ober-Alb durch eine *Aucellina gryphaeoides* (Sow.) Pomp. (det. Bessin und Lögters) aus der Bohrung Georgsdorf 94 (Kern 290-295·5 m).

Alle Einstufungen nach Makrofossilien in Georgsdorf stimmen überein mit denen mittels der Foraminiferen-Fauna, die von Bettenstaedt und Wolburg untersucht wurde (Breyer & Lögters 1949: 263 und Fußnoten: 261, 262). Wenn auch, wie oben erwähnt, Mittel-Alb durch *Inoceramus concentricus* nicht scharf vom Ober-Alb abgegrenzt werden kann, liegen doch gerade in Georgsdorf sehr reiche Mikrofaunen vor, die diese Trennung ermöglichen. Dasselbe gilt für alle untersuchten Populationen aus Nordwestdeutschland, die allein aufgrund der Foraminiferen- und Ostracoden-Fauna (vgl. Fossillisten in Kap. III B) sicher dem Ober-Apt, tieferen oder höheren Unter-Alb, unteren oder oberen Mittel-Alb und Ober-Alb zugerechnet werden können.

B. Stratigraphische Anwendbarkeit.

Nach der Horizontierung des Probenmaterials ergeben sich zwei Möglichkeiten, mit den behandelten Formen stratigraphische Bestimmungen durchzuführen:

1. aufgrund der vertikalen Reichweite und Häufigkeit der Arten,
2. aufgrund der Entwicklungshöhe der Populationen (Variationskurven).

Für die stratigraphische Bestimmungsmethode mit Arten wurden in einer Verbreitungstabelle (Abb. 22) Reichweite und Häufigkeit der untersuchten Formen (mit Ausnahme von *Gaudryina richteri* und *G. com-*

pacta) zusammen mit der oben angeführten Zonen-Gliederung eingetragen. Da sich die Frequenzkurve (Abb. 4) auf eine Bohrung (Dollbergen 1007) bezieht, bietet sie nur ein lokales Beispiel für ein Häufigkeitsmaximum von *Gaudryina dividens* im unteren Ober-Apt, das durch die übrigen Vorkommen in Nordwestdeutschland ergänzt werden muß. So wurde die in Abb. 22 dargestellte Verbreitung von *G. dividens* und der *Spiroplectinata*-Arten durch Beobachtungen an vielen Fundpunkten gewonnen.

Eichenberg (1935a, 1935b; „*Gaudryina rugosa*“) und Wicher [1942; „*Gaudryina* (302)“] geben *Gaudryina dividens* nur aus dem Ober-Apt an, Hecht (1938; „*Tritaxia* D 4“) aus der *clava*- und *schmidti*-Zone, seltener auch aus der *deshayesi*- und *regularis*-Zone. Außerdem verzeichnet er sie aus dem Ober-Hauterive und Barrême. Diese tiefen, nach Hecht seltenen Funde bleiben hier unberücksichtigt. Da diese Formen nicht abgebildet sind und die entsprechenden Belegexemplare aus dem Hecht'schen Originalmaterial nach freundl. Mitteilung von Dr. Bartenstein nicht zu beschaffen waren, ist es fraglich, ob es sich um *G. dividens* handelt. Im Ober-Hauterive kann *G. richteri* vorgelegen haben, im Barrême möglicherweise seltene Übergangsformen zwischen *G. richteri* und *G. dividens*. (Ich selbst habe nur einmal eine *Gaudryina* im unteren Unter-Barrême gefunden, die aber wegen schlechter Erhaltung nicht näher bestimmt werden konnte.) Übereinstimmend mit allen genannten Angaben ist das regelmäßige und häufige Auftreten von *G. dividens* im Ober-Apt. Das Vorkommen der Gattung *Spiroplectinata* im Mittel-Alb nach Hecht (1938; „*Spiroplectammina* D 2“) und nach Wicher [1942; „*Spiroplectammina* (474)“] im Mittel-Alb bis Unter-Cenoman kann bestätigt werden. Diese Autoren verstanden darunter die drei Arten *Sp. annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*. Mit der neu beschriebenen Art *Sp. lata* setzt die Gattung jedoch schon in der *schrammeni*-Zone des mittleren Unter-Alb ein.

Bei der Bestimmung mit Arten, die als gute Leitfossilien gelten, wie z. B. *Sp. lata* für *schrammeni*- bis *mammillatum*-Zone, können feinere Einstufungen als mit ihrer Reichweite nur mit Hilfe ihrer Häufigkeit oder im Zusammenhang mit der Begleitfauna vorgenommen werden. Bei Gliedern phylogenetischer Reihen (vgl. Bettenstaedt 1952: 265) sind dagegen von vornherein zuverlässigere Aussagen aufgrund ihrer Entwicklungshöhe möglich, da ihre Lebensdauer

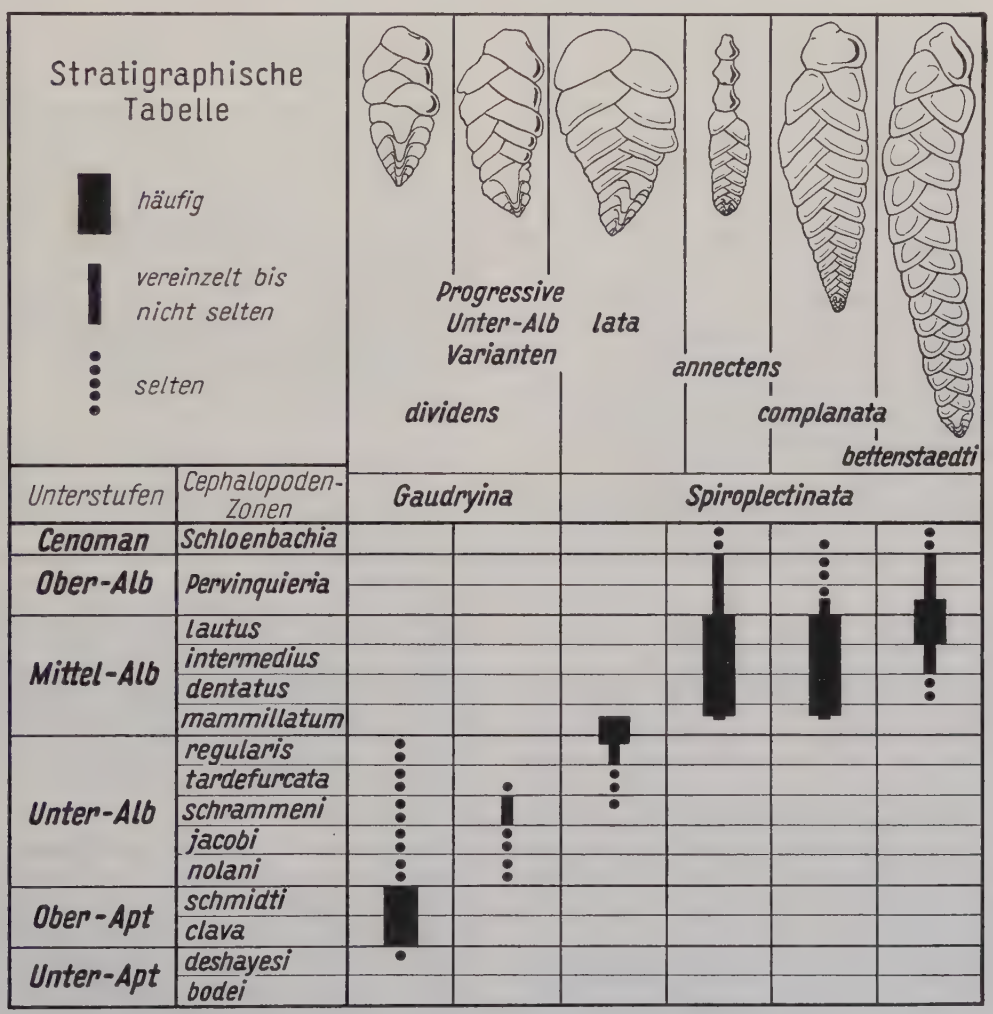


Abb. 22. Vertikale Reichweite und Häufigkeit von *Gaudryina dividens* und den 4 *Spiroplectinata*-Arten im nordwestdeutschen Apt und Alb. Die individuenreichsten Arten sind *G. dividens, Sp. lata* und *Sp. annectens*.

durch die vorhergehenden und folgenden Glieder faßbar ist. Demzufolge muß eine Variationskurve, die ja das phylogenetische Stadium einer Art deutlich anzeigt, eine detaillierte stratigraphische Bestimmung zulassen, wenn man über eine Darstellung der Gesamtentwicklung (s. Abb. 26) verfügt, aus der durch Vergleich mit bekannten Entwicklungshöhen zu bekannten Zeiten die stratigraphische Lage abzulesen ist. In dieser Weise wurde schon oben (Kap. IV C) vorgegangen, um die Sedimente des Rehkogelgrabens genauer einzustufen, als es die bisherigen Fossilfunde ermöglichten. Um dies an weiteren Beispielen zu zeigen, wurden 4 Einzelpopulationen von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* ausgewertet.

Die Bohrung Bramstedt 1 (MTB 2124, Hörnerkirchen; vgl. Abb. 1) lieferte aus dem Kern 2101·9-2103·9 m eine *Gaudryina dividens*-Population, die vorwiegend aus triserialen Individuen besteht und deren Variationskurve (Abb. 23) mit der vom Mittelland-Kanal (Abb. 5) und den tiefsten Kurven von Dollbergen 1007 (Abb. 6) zu vergleichen ist. Danach wäre die Population von Bramstedt in das tiefere Ober-Apt (*clava*-Zone) einzustufen. Eine Nachprüfung ergab, daß der Kern von 2101·9-2103·9 m etwa 8 m unter der Grenze Apt/Alb liegt und die Gesamtmächtigkeit des Apt nicht mehr als 18 m beträgt. Der Kern stammt demnach etwa aus der Mitte des Apt. Da sich aufgrund der Begleitfauna einwandfrei Ober-Apt bestimmen läßt, muß er im tiefen, bzw. tiefsten Teil des Ober-Apt liegen. Damit erwies sich die Einstufung der Population als richtig.

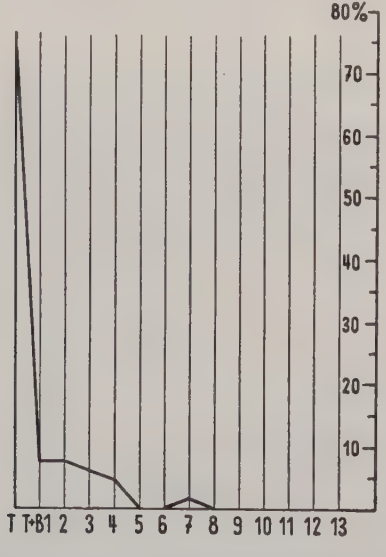


Abb. 23. Population von *Gaudryina dividens* aus dem tiefen Ober-Apt der Bohrung Bramstedt 1 (MTB 2124, Hörnerkirchen), Kern 2101·9-2103·9 m; 68 Individuen. — SMF XXVII 4357.

Als zweites Beispiel zeigt die Kurve einer Population von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt der Ziegeleigrube Bekum (MTB 3726, Hohenhameln, vgl. Abb. 2) ein verhältnismäßig hohes Entwicklungsstadium (Abb. 24, Kurve b). Progressive Varianten, die

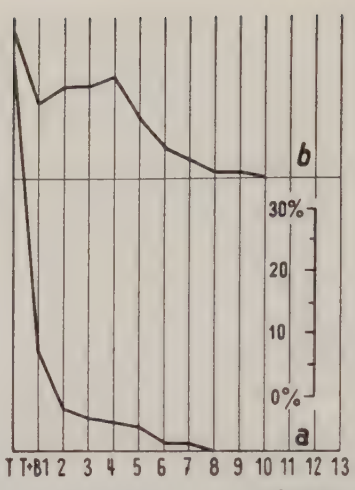


Abb. 24. Zwei Populationen von *Gaudryina dividens* aus dem Ober-Apt (*schmidti*-Zone) der Ziegelei Bekum (MTB 3726, Hohenhameln). Kurve a: 194 Individuen; Kurve b: 375 Individuen. Die Probe der Kurve a liegt 4-5 m tiefer als Probe b. Der stratigraphische Abstand kann jedoch größer sein, da zwischen den Entnahmestellen beider Proben eine Störung festgestellt wurde. — SMF XXVII 4358-4359.

mit einem Maximum bei T + B 4 Werte bis T + B 9 erreichen, überwiegen in der Population. Das entspricht einer Entwicklungshöhe im höheren Ober-Apt in annähernder Übereinstimmung mit Abb. 10, Kurve g (Bohrung Georgsdorf 58). Diese Einstufung wird durch einige neu aufgesammelte Makrofossilien aus der Ziegelei Bekum bestätigt, die Dr. F. Schmid freundlicherweise bestimmte:

Parahoplites schmidti Jacob & Tobler
Sanmartinoceras trautscholdi (Sinzow) (häufig)
Crioceras bowerbanki (Sowerby)
Neohibolites inflexus Stolley
Inoceramus anglicus Woods.

Hierdurch ist die *schmidti*-Zone durch das Zonenfossil und alle wichtigen Begleitarten nachgewiesen. Kurve a in Abb. 24 zeigt eine ancestrale Population, die nach Abb. 6 und 9 ins untere bis mittlere Ober-Apt zu stellen ist. Diese Probe stammt nach der Lagerung in der Ziegeleigrube sicher aus stratigraphisch tieferen Schichten als die Population der Kurve b, so daß kein Widerspruch besteht. Dr. Schmid bestimmte auch aus diesen Schichten *Neohibolites inflexus;* es liegt also noch keine *clava*-Zone vor. Da aber die *schmidti*-Zone in Nordwestdeutschland besonders mächtig ist (vgl. Kap. V A), wird es sich hier um den tieferen Teil dieser Zone handeln.

Individuenreiche *Spiroplectinata*-Populationen, ausreichend zur Auswertung für Variationskurven, sind nicht so häufig wie *Gaudryina dividens*-Populationen. Außerdem liegen oft nur Bruchstücke vor, mit denen lediglich die Art und u. U. auch die Häufigkeit festgestellt werden kann. Eine Einzelprobe aus der seismischen Schußbohrung Lehrte 66 (MTB 3725, Sarstedt, vgl. Abb. 2) enthielt eine Population von *Spiroplectinata annectens*, deren Variationskurve Maximalwer-

te bei T + B11 bis T + B13 ergab (Abb. 25). Vergleicht man die Kurve mit denen der Abb. 19, müßte die Population in das höchste Mittel-Alb bis untere Ober-

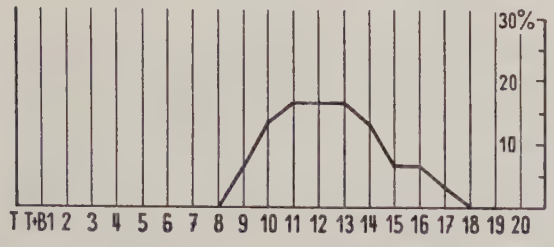


Abb. 25. Population von *Spiroplectinata annectens* aus dem oberen Mittel-Alb. Seismische Schußbohrung Lehrte 66 (MTB 3725, Sarstedt), Teufe 11 m; 30 Individuen. — SMF XXVII 4397.

Alb eingestuft werden. Einige gleichzeitig vorhandene Exemplare von *Spiroplectinata bettenstaedti* (5 Stück), die Werte von T + B 18 bis T + B 22 aufweisen, können in demselben Sinne gedeutet werden. Tatsächlich handelt es sich aufgrund der Begleitfauna um oberes Mittel-Alb.

Wie diese Beispiele zeigen, lassen sich Einzelpopulationen bzw. deren Variationskurven aufgrund ihrer Entwicklungshöhe genauer als allein mit der Reichweite der Art einstufen. Für die praktische Bestimmungsarbeit ist es aber erforderlich, auch wenige Individuen für stratigraphische Aussagen verwenden zu können, weil oftmals nicht genügend Exemplare vorhanden sind. Da die Mittelvarianten in einer Population immer die häufigsten Varianten sind, darf man bei Vorhandensein nur weniger Individuen annehmen, daß sie aus der Nähe des Häufigkeitsmaximums stammen (vgl. Bettenstaedt 1952: 286), also typisch für die Entwicklungshöhe einer Population sind. Hierfür kann folgendes Beispiel gebracht werden: Die Mikrofaunen-Sammlung der Preußag enthielt die Zelle einer Ober-Apt-Fauna der „Inflexus-Zone" vom Mittelland-Kanal (Aufsammlung Dr. W. Heise) mit 9 Exemplaren von *Gaudryina dividens*. Unter diesen befanden sich keine nur triserialen Individuen, so daß es sich vielleicht um eine unvollständige Fauna handelt. Die vorhandenen tri- und biserialen Stücke zeigen Werte zwischen T + B 1 und T + B 6, im Durchschnitt T + B 3. Diese Varianten sind (vgl. Abb. 9 und 10) in der *schmidti*-Zone (etwa gleichbedeutend mit *inflexus*-Zone) häufig, so daß schon aufgrund dieser wenigen Individuen in Übereinstimmung mit der Entnahmeschicht höheres Ober-Apt wahrscheinlich ist. Ein entsprechendes Beispiel stellen die oben erwähnten 5 Exemplare von *Spiroplectinata bettenstaedti* dar.

Für die stratigraphische Verwendbarkeit der behandelten Arten, bzw. deren Variationskurven, muß jedoch eine Einschränkung gemacht werden. Zu sicheren Einstufungen eignen sich die Arten meist nur in der Zeit ihrer kontinuierlichen Entwicklung. So läßt sich mit *Gaudryina dividens* tieferes Ober-Apt (*clava*-Zone) und höheres (*schmidti*-Zone) gut trennen. Die Art ist aber nicht immer zur Zeit ihrer Aufspaltung zu verwenden. So kann z. B. ein Gipfelwert von T + B 6 dem höchsten Ober-Apt oder mittleren Unter-Alb angehören. Die ancestrale Population (Abb. 16) aus dem höchsten Unter-Alb (*regularis*-Zone) könnte ohne weiteres aus dem mittleren Ober-Apt stammen. Hierzu ist es notwendig, die Begleitfauna heranzuziehen, um festzustellen, ob es sich um Ober-Apt oder Unter-Alb handelt.

Spiroplectinata lata stellt ein neues, relativ kurzlebiges Leitfossil dar, dessen Reichweite sich durch seine Häufigkeit noch unterteilen läßt (Abb. 22). Außerdem scheint nach den bisherigen Beobachtungen das Auftreten von *Sp. lata* o h n e triseriale Individuen bei einer Fragestellung „*regularis*- oder *tardefurcata*-Zone" eher für die letztere zu sprechen. Die meist flachen und breiten Kurven von *Spiroplectinata complanata* und *Sp. bettenstaedti* sind stratigraphisch nicht ganz so gut geeignet wie die von *Sp. annectens*, die durch steilere Gipfel ausgezeichnet sind. Da aber bei allen drei Arten eine regelmäßige Verschiebung der Maxima vom unteren Mittel-Alb bis ins Ober-Alb zu verzeichnen ist (Abb. 19 und 26), kann man diese Kurven als „stratigraphische Eichskala" benutzen.

VI. Geographische Rassen- und Artbildung.

Die Entwicklung von *Gaudryina* zu *Spiroplectinata* vollzieht sich im nordwestdeutschen Raum in Schritten, die, wenn auch teilweise durch Übergangsformen verbunden, zu gut definierten Arten führen. Um die Beziehungen zu verwandten Formen aus gleichaltrigen Schichten anderer Sedimentationsräume festzustellen, wurde Material aus Texas, Trinidad und von verschiedenen mediterranen Fundorten (Österreich, Jugoslawien, Sizilien, Algerien) untersucht.

A. Texas.

Wie oben (Kap. II) erwähnt, ist *Gaudryina alexanderi* Cushman aus der Duck Creek Formation, Texas (Tappan 1943: 488, 489, Taf. 78), mit *G. dividens* verwandt. Tappan gibt an, daß die Art triseriale, tri- und biseriale und selten tri-, bi- und uniseriale Individuen aufweist. Eine mir von Dr. Bettenstaedt zum Einblick überlassene Zelle mit *Gaudryina alexanderi* Cushman[5]) enthält eine Population dieser Art. Trotz des Vorhandenseins der erwähnten Stadien ist

[5]) Cushman Lab. Foram. Res. Spec. Publ. 6, p. 6, 1936. Duck Creek formation: W bank Ammonite Creek; S of road marking; N boundary of municipal golf course; SW of Fort Worth, Tarrant County, Texas. Coll. H. T. & A. R. Loeblich.

sie von *Gaudryina dividens* in mehreren Merkmalen zu unterscheiden (vgl. „Beziehung" bei *G. dividens*). Auch haben die dreizeiligen Individuen mehr Ähnlichkeit mit Formen der Gattung *Tritaxia* als die entsprechenden Varianten von *G. dividens*. Die zeitliche Einstufung der Duck Creek Formation scheint nicht sicher zu sein. Es könnte, obwohl auf der Zelle „Upper Albian" vermerkt ist, nach der tabellarischen Gliederung der Schichten (Tappan 1943: 477) auch Unter-Alb vorliegen. Wahrscheinlich handelt es sich bei *G. alexanderi*, die sicherlich in denselben Formenkreis wie *G. dividens* gehört, um eine vikariierende Art, die in Mittelamerika die Stelle von *G. dividens* in Nordwestdeutschland einnimmt. Auf das verwandtschaftliche Verhältnis der beiden Arten gehen Bettenstaedt & Wicher (1955: 504) insofern ein, als sie die nordwestdeutsche Art mit „*Gaudryina* cf. *alexanderi* Cushman 1936" bezeichnen und sie in Beziehung zu Formen aus Trinidad setzen.

Spiroplectinata ist im gesamten amerikanischen Raum nicht bekannt (Cushman 1937: 101). Es existiert aber im Ober-Alb (Grayson Formation) *Bigenerina wintoni* Cushman & Alexander (Tappan 1940: 99), die, im Typ der *Spiroplectinata* ähnlich (Tappan 1940, Taf. 15), jedoch ohne triserialen Anfangsteil, vielleicht in diesem Raum *Spiroplectinata* vertritt.

B. Trinidad.

Foraminiferen-Faunen aus der Maridale Formation von Trinidad (Maridale Estate, Eastern Central Range)[6]) enthalten *Gaudryina dividens* in hochentwickelten Formen (T+B4 bis T+B18). Das Alter der Faunen wurde mit „Middle Cretaceous" angegeben. Nach Stolley (Liddle 1946: 711), der aus diesen Schichten „*Neohibolites aptiensis* Kil., *Neohibolites semicanaliculatus* Blainv. und *Neohibolites?* probably from the group *Neohibolites ewaldi*" bestimmte, handelt es sich um Ober-Apt. Die Foraminiferen-Fauna spricht nach Kugler (1953: 36) für ein Apt-Alb-Alter. Dr. Bettenstaedt stufte sie — u. a. nach *Lenticulina (Saracenaria) spinosa* (Eichenberg) (Bettenstaedt & Wicher 1955: 504, Taf. 5) — in den Bereich Ober-Apt bis Unter-Alb ein (interner Bericht vom 9. 1. 1950). Dieses Alter[7]) wird auch durch Auftreten und Entwicklungshöhe von *Gaudryina dividens* bestätigt.

Beim Vergleich der nordwestdeutschen *G. dividens* mit der von Trinidad fallen das Fehlen triserialer Varianten und die hohe Entwicklung des biserialen Stadiums auf. Bezeichnend sind der relativ große triseriale Gehäuseanteil und der dicke Querschnitt der biserialen Kammern. Außerdem sind die einzeiligen Kammern, wenn vorhanden, unregelmäßig in der Form und sitzen ohne Kammerhals aneinander, und zwar nicht genau in einer geraden Reihe. (Dies ist nur bei *Gaudryina*, nicht aber bei *Spiroplectinata* zu beobachten.) Die Formen aus Trinidad sind mit den progressiven Varianten von *G. dividens* in Nordwestdeutschland zu vergleichen, wie sie z. B. in der Bohrung Georgsdorf 39 an der Grenze Ober-Apt/Unter-Alb auftreten (Kurve h in Abb. 10). Sie sind jedoch manchmal schlanker. Obwohl sonst keine bemerkenswerten Unterschiede festzustellen sind, dürfte die Ausscheidung einer Unterart doch berechtigt sein, von der hier abgesehen wird, um der späteren Bearbeitung[7]) nicht vorzugreifen. Für eine Abtrennung spricht auch die Zusammensetzung der Population; da ancestrale T-Varianten fehlen, scheint in Trinidad allein die progressive Variantengruppe existiert zu haben, die sich in Nordwestdeutschland nur zeitweise in isolierten Kleinpopulationen abgesondert hat. Die progressiven Formen sind in Trinidad häufiger als in Nordwestdeutschland. Wahrscheinlich liegt daher in der Maridale Formation neben Ober-Apt auch tieferes Unter-Alb vor.

[6]) Die Faunen stammen von Dr. H. M. Bolli und wurden mir von Dr. Bettenstaedt zur Einsichtnahme überlassen.

[7]) Eine systematische und stratigraphische Bearbeitung der Maridale-Foraminiferen ist von den Autoren Bartenstein, Bettenstaedt & Bolli (1957: 5) beabsichtigt.

C. Österreich.

Gaudryina compacta aus dem Rehkogelgraben (Oberösterreich) und Tirol (Vilser Alpen) wurde als eine *G. dividens* sehr nahe verwandte Art beschrieben und variationsstatistisch ausgewertet. Da ihre phylogenetische Entwicklung im mediterranen Raum der von *G. dividens* entspricht, entstammt sie offenbar demselben genetischen Material. *G. compacta* kann aus einer geographischen Rasse von *G. dividens* hervorgegangen sein. Ihre Entwicklung führte jedoch wahrscheinlich nicht zu *Spiroplectinata*. *G. compacta* hat die engsten Beziehungen zu *G. dividens* und wenig Ähnlichkeit mit den *Spiroplectinata*-Formen des mediterranen Raumes, die den borealen *Spiroplectinata*-Arten näher stehen und vermutlich von dort in die mediterranen Gebiete eingewandert sind.

Wie schon erwähnt (Kap. II), fand Noth (1951: 34) *Spiroplectinata* mehrmals in Österreich und beschrieb sie unter dem Namen „*Bigenerina complanata* Reuss". Weitere Funde berichtet Oberhauser (1953) aus Vorarlberg. Zu diesen Formen bemerken Bettenstaedt & Wicher (in Oberhauser 1953: 179):

„Bei *Spiroplectinata* sp. handelt es sich zweifellos um die von Noth (1951, Taf. 2, Abb. 9-11) als *Bigenerina complanata* (Reuss) aus dem Alb von Leonstein abgebil-

dete Art, die mit der norddeutschen *Spiroplectammina* D 2 HECHT, 1938, sehr eng verwandt ist."

Nach dem Originalmaterial von OBERHAUSER[8]) besteht kein Zweifel, daß es sich um eine *Spiroplectinata* und nicht um eine *Bigenerina* handelt (vgl. Kap. II). Die Abbildungen von NOTH zeigen Exemplare, die entweder mehr zu *Sp. complanata* (NOTH 1951, Taf. 2 Fig. 9, 10) oder mehr zu *Sp. annectens* (NOTH 1951, Taf. 2 Fig. 11) tendieren. Die Stücke von OBERHAUSER haben nur *complanata*-Habitus. Ohne größeres Material ist eine sichere Zuordnung nicht möglich. Wahrscheinlich handelt es sich aber um Subspecies der nordwestdeutschen Arten, da sie sich von den borealen Formen geringfügig unterscheiden. So sind die NOTHschen Stücke gröber im Gehäusebau, plumper in der Gestalt und vor allem in ihrem biserialen Teil zwar abgeflacht, aber wesentlich dicker als die borealen *Spiroplectinata*-Arten. Es bleibt also die Frage offen, ob in Österreich eine oder zwei Unterarten existieren, ob der *complanata*- oder *annectens*-Typ oder beide Typen vorliegen. Das zeitliche Vorkommen entspricht dem der nordwestdeutschen Arten. NOTH gibt für *„Bigenerina complanata"* an, daß sie im Alb häufig, im Cenoman selten sei. Die Funde aus Vorarlberg stufen BETTENSTAEDT & WICHER (in OBERHAUSER 1953) als hohes Alb bis Unter-Cenoman ein.

Wie in Kap. II weiterhin angegeben, kommt die NOTH'sche *„Bigenerina complanata"* außer in den Bayerischen Kalkalpen auch in Tirol (Vilser Alpen) vor. In dem dortigen, vom Ober-Apt bis zum Mittel-Alb reichenden Profil des Kalkalpin wurde die Art, zusammen mit zwei Exemplaren von *Spiroplectinata lata* beobachtet. Bei den beiden *lata*-Individuen, die unter „Vorkommen" (Kap. II) nicht genannt sind, ist nicht zu entscheiden, ob es sich um Vertreter der dort dann ebenfalls vorkommenden Art *Sp. lata* handelt oder ob sie als Mutanten in den *Spiroplectinata*-Populationen aufgetreten sind.

Nach mündl. Mitteilung von Dr. BETTENSTAEDT und Prof. Dr. WICHER wurde die NOTH'sche *„B. complanata"* auch in Jugoslawien (Unterkreide-Aufschluß bei Repiste in der Nähe von Belgrad, Aufsammlung S. OBRADOVIĆ) zusammen mit Foraminiferen-Arten des Mittel-Alb bis Cenoman beobachtet (vgl. BETTENSTAEDT & WICHER 1955: 504).

[8]) Dr. BETTENSTAEDT stellte mir die beiden Zellen zur Verfügung, in der OBERHAUSER (1953: 179) diese Art fand (Probe Hohe Kugel Nr. 4 und Nr. 26, Vorarlberg).

D. Sizilien.

Dr. A. GIANOTTI (Rom) gewährte mir freundlicherweise Einblick in Unterkreide-Material aus West-Sizilien. Proben, die nach der begleitenden Foraminiferen-Fauna und ihrer Lagerung dem Ober-Apt bis Unter-Alb angehören, enthielten *Gaudryina compacta* sowie vereinzelt *G. dividens*. Da von beiden Arten nur wenige Stücke vorlagen, läßt sich das Häufigkeitsverhältnis, in dem die Arten in Sizilien auftreten, nicht feststellen. Das gemeinsame Vorkommen könnte aber die Vermutung stützen, daß *G. compacta* aus *G. dividens*-Populationen hervorgegangen ist, die bis nach Sizilien, wie andere nach Trinidad, gewandert sind.

Weitere Proben aus dem höheren Alb zeigten verschiedene *Spiroplectinata*-Typen, von denen einige den in NOTH (1951) und OBERHAUSER (1953) beschriebenen mediterranen Exemplaren gleichen. Andere mit flachem biserialen Stadium unterscheiden sich nicht von der borealen *Sp. complanata* und *Sp. annectens*. Dies gilt besonders für *Sp. complanata*, die häufiger als *Sp. annectens* ist. Auch hiernach bestätigt sich die enge Verwandtschaft der borealen Formen mit den mediterranen Rassen[9]).

[9]) Nach Abschluß des Manuskriptes erhielt ich Einblick in Alb-Material von Mallorca (Balearen) mit reichen Populationen von *Spiroplectinata* (Aufsammlung Dr. G. COLOM 1956). Dabei handelt es sich zum weitaus größten Teil um die mediterrane Form von *Sp. complanata*, wie sie in Kap. VI C näher beschrieben ist. Wenige Stücke entsprechen einer mediterranen *Sp. annectens*. Es zeigt sich also auch hier dasselbe Häufigkeitsverhältnis wie in Österreich und Sizilien, wo die *complanata*-Form ungleich häufiger als der *annectens*-Typ ist.

E. Algerien.

Aus Algerien erwähnt SIGAL (1952: 20) *Spiroplectinata annectens* (PARKER & JONES). Drei Exemplare, die SIGAL an Dr. BETTENSTAEDT übersandte (Fundort Oued Cheniour, Algérie), zeigen eine *Spiroplectinata* aus der *annectens*-Verwandtschaft, die sich von der nordeuropäischen Form unterscheidet. Die algerische Form ist dicker; die Kammern des biserialen Teiles sind infolge stärker eingesenkter Nähte etwas bauchig, wie das bei keiner der borealen *Spiroplectinata*-Arten vorkommt. Da dieses Merkmal mehr bei *Gaudryina* beobachtet wird, ergibt sich eine Ähnlichkeit mit den hochentwickelten Varianten von *G. dividens* in Nordwestdeutschland und Trinidad. Trotzdem dürfte die Art in die Gattung *Spiroplectinata* zu stellen sein, da sie kleiner, schmaler, zierlicher und regelmäßiger gebaut ist als die progressiven Formen von *G. dividens*. Auch sind die vorhandenen uniserialen Kammern ebenfalls regelmäßiger in einer geraden Reihe angeordnet und zeigen einen Kammerhals, wie dies bei *Sp. annectens*, aber nicht bei *G. dividens* beobachtet wird. Es handelt sich sicher um eine neue Art, die als auffallendes Merkmal einen wenig abgeplatteten biserialen

Teil hat. Irreführend scheint die zeitliche Datierung des Fundes zu sein, die mit Gargas (oberes Ober-Apt) angegeben ist. Dazu bemerkt SIGAL (1952: 20):

„Dans le faciès franchement marin, épicontinental ou plus profond, nous n'avons presque jamais trouvé de microfaune vraiment typique, nous ne pouvons que renvoyer à celle que nous avons signallée, avec G. DUBOURDIEU, au Sidi Emmbarka, dans l'Ouenza: à l'Oued Cheniour on peut noter, outre quelques *Frondicularia* et *Palmula* encore à l'étude:

Epistomina chapmani ten DAM
Planulina cheniourensis n. sp. (fig. 17)

qui semble très caractéristique par son test un peu évolute et les lèvres ombilicales des loges; on l'observe en particulier dans les niveaux datés du Gargasien, avec *Spiroplectinata annectens* (PARKER et JONES) en grande abondance, ce qui est à noter car cette espèce ne nous était connue jusqu'ici que de l'Albien moyen au Cénomanien inférieur."

Da ein häufiges Vorkommen von *Spiroplectinata* im Ober-Apt allen anderen Beobachtungen widerspricht, erheben sich Zweifel an dem Gargas-Alter, zumal die Fauna nach SIGAL nicht charakteristisch ist. Auch sprechen die Gattungen *Frondicularia, Palmula* und eine außerdem erwähnte *Schackoina* mehr für Alb als für Apt. Damit würde das Auftreten von *Spiroplectinata* in Algerien mit dem in Nordeuropa stratigraphisch übereinstimmen.

Die nordwestdeutsche Formengruppe und ihre verwandten Arten bzw. Unterarten in anderen Sedimentationsräumen stellen sich in ihrem Zusammenhang etwa folgendermaßen dar. Mit dem borealen, mehr oder weniger geschlossenen Verwandtschaftskreis stehen sowohl *Gaudryina compacta* als auch die *Spiroplectinata*-Arten („*Bigenerina complanata*") der mediterranen Gebiete in enger Beziehung. Teilweise sind sie nur als Unterarten anzusehen. Die algerische *Spiroplectinata*, die der NOTH'schen Art wenig ähnelt, weist die engste Beziehung zu *Sp. annectens* (Nordeuropa) auf. Sie tendiert aber auch mit ihrem wenig abgeplatteten B-Stadium zu *Gaudryina* und stellt eine Verbindung mit den stark progressiven Formen von *G. dividens* in Nordwestdeutschland und Trinidad her. Genauere Angaben über den genetischen Zusammenhang der algerischen Form mit den anderen Arten sind ohne Kenntnis eines größeren Materials nicht möglich. *Gaudryina dividens* tritt ohne größere morphologische Unterschiede in Sizilien und der Maridale Formation von Trinidad auf; sie hat sich in Trinidad phylogenetisch weiterentwickelt, ohne jedoch zu einer *Spiroplectinata* zu führen. *Gaudryina alexanderi* ist zweifellos eine eigene Art, die nur sensu lato mit der hier behandelten Gruppe in Verbindung zu bringen ist. Es ist wahrscheinlich, daß *G. alexanderi* nicht in direktem Zusammenhang mit der nordwestdeutschen Formengruppe entstanden ist, vielmehr eine Parallelentwicklung darstellt, die der allgemeinen Tendenz vom mehrzeiligen zum einzeiligen Aufbau innerhalb der Verneuilinidae entspricht (vgl. LIEBUS 1931: 32; CUSHMAN 1937: XII und 1; 1950: 121, Taf. 12). Dabei mag die Herkunft der *G. alexanderi* offen bleiben; sie scheint aber den entsprechenden Raum in Texas einzunehmen, den in Nordwestdeutschland *G. dividens* innehat.

F. Nordwestdeutschland.

Die geschilderten Verhältnisse werfen die Frage nach dem evtl. Entstehungszentrum der Gattung *Spiroplectinata* auf. Wie erwähnt, ist diese Gattung nach CUSHMAN (1937: 101) im amerikanischen Sedimentationsraum nicht bekannt. Sie konnte auch nicht in Trinidad festgestellt werden; die dort vorliegenden stark progressiven Formen von *G. dividens* zeigen trotz hoher B-Kammerzahl noch alle Merkmale der Gattung *Gaudryina*. Ähnlich verhält es sich mit *G. compacta* im mediterranen Raum, die sogar einen noch dickeren Querschnitt ihres biserialen Teils zeigt als *G. dividens*. Es ist daher wenig wahrscheinlich, daß *Spiroplectinata* aus *G. compacta* hervorgegangen ist.

Auch die mediterranen Subspecies der nordwestdeutschen *Spiroplectinata*-Arten sind plumper und nicht so stark abgeplattet. Trotzdem könnte *Spiroplectinata* im mediterranen Raum entstanden und nach Nordeuropa eingewandert sein, wenn man berücksichtigt, daß die Sedimente des Apt und Alb dort geringmächtiger und lückenhafter ausgebildet sind als in Nordwestdeutschland und daher ein Teil der Faunen nicht überliefert ist. Dieser Annahme widerspricht aber das zeitlich frühere Auftreten von *Spiroplectinata lata* im mittleren Unter-Alb Nordwestdeutschlands. Diese Art zeigt das abgeplattete B-Stadium in ihren Extremvarianten besonders ausgeprägt, und zwar am deutlichsten von allen übrigen Arten dieser Gattung. Sehr wahrscheinlich wird die Gattung dort entstanden sein, wo sie z u e r s t auftritt, d. h. im nordwestdeutschen Raum, und sich von dort bis in den mediterranen Raum ausgebreitet haben, in dem sie etwas später (Mittel-Alb) auftritt (vgl. z. B. Sizilien). Für diese Annahme sprechen verschiedene weitere Gesichtspunkte:

1. Die Ursprungsart *Spiroplectinata lata* wurde bisher — mit einer Ausnahme — nur in Nordwestdeutschland festgestellt. Aus ihr haben sich die übrigen borealen *Spiroplectinata*-Arten entwickelt (vgl. Abb. 18). Außerdem ergibt sich aus den Variationskurven (Abb. 15, 16 und Kurve b in Abb. 17) sowie der Morphologie ein enger genetischer Zusammenhang zwischen *G. dividens* und *Sp. lata*. Damit läßt sich in Nordwestdeutschland eine fast lückenlose Entwicklung von *Gaudryina dividens* zu *Spiroplectinata annectens* und *Sp. complanata* beobachten.

2. *Sp. annectens* und *Sp. complanata* treten in Nordwestdeutschland, Holland (DAM 1950), Frankreich (BERTHELIN 1880) und England (CHAPMAN 1892, 1898) auf. Diesem weitverbreiteten und auch in der Individuenzahl häufigen Vorkommen in Nordeuropa stehen die meist seltenen Funde im mediterranen Raum gegenüber (Österreich,

Jugoslawien, Sizilien und Algerien). Eine Gattung wird eher dort entstanden sein, wo sie häufig ist und eher dort eingewandert sein, wo sie seltener auftritt.

3. Die besonders große Variationsbreite und Individuenhäufigkeit von *Sp. lata* entsprechen der Vorstellung, die man sich von einem Entstehungszentrum machen kann: „Das Kriterium eines solchen Entstehungszentrums wird Reichtum an Individuen und große Variabilität sein" (Rud. Richter, Brief vom 18. 4. 1947 an Dr. Bettenstaedt).

Die in Punkt 1 erwähnte Ausnahme bilden die beiden Individuen von *Sp. lata* aus dem Kalkalpin von Tirol, bei denen nicht zu entscheiden ist, ob sie zu der eventuell aus Nordwestdeutschland eingewanderten Art *Sp. lata* gehören oder ob sie in den mediterranen Populationen von *Sp. complanata* neu entstanden sind. Es ist aber im Hinblick auf die auffallende Variabilität auch anderer Foraminiferen-Arten in denselben Faunen wahrscheinlicher, daß hier eine mutative Neubildung vorliegt, die nur zu einzelnen *lata*-Individuen innerhalb von *complanata*-Populationen geführt hat und nicht, wie in Nordwestdeutschland, eine eigene Art mit großer Individuenzahl darstellt. Ähnliche Verhältnisse vermutet auch Bettenstaedt (1958: 135) bei der Entstehung von *Bolivinoides decorata* (Jones).

Daher kann man für *Spiroplectinata lata* den Ursprungsort im nordwestdeutschen Raum sehen und, da diese Art die älteste der Gattung ist, auch für die Gattung *Spiroplectinata*. Eine genauere Festlegung des Entstehungszentrums ist nicht möglich, da die frühesten Funde von *Sp. lata* meist selten und unregelmäßig in Nordwestdeutschland verteilt sind (Schwicheldt, Blumenhagen, Altwarmbüchen, Hebelermeer). Im allgemeinen kann bei Fossilien das Entstehungszentrum nicht mit Sicherheit angegeben werden. Wenn dies hier durch phylogenetische und geographische Betrachtungen möglich erscheint, ist dadurch auch der Beginn der Lebensdauer von *Sp. lata* fixiert und ihr Wert als Leitfossil erhöht.

Wenn bei der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe von einem Entstehungszentrum und sich davon herleitenden Unterarten gesprochen werden kann, liegt es nahe, hier ein Beispiel sowohl für historische als auch geographische Rassen- bzw. Artbildung zu sehen. Eine historische Artbildung wäre im nordwestdeutschen Raum zu verfolgen, eine geographische Rassenbildung im Gebiet der Tethys. Dabei liegt offenbar das Schwergewicht der Entwicklung bei der historischen Artbildung, während die geographische Rassenbildung geringfügigere Umformungen bewirkt. *Gaudryina compacta* wurde zwar nicht als Unterart von *G. dividens*, sondern als neue Art aufgefaßt; *Spiroplectinata* ist in Österreich durch eine Unterart, in Algerien durch eine andere Art vertreten; aber diese morphologischen Unterschiede sind doch weitaus geringer als die phylogenetische Umwandlung einer pyramidenförmigen T-Variante von *Gaudryina dividens* im Ober-Apt bis zu den extrem langen und flachen Gehäusen von *Spiroplectinata bettenstaedti* im Ober-Alb (vgl. Taf. 2 Fig. 16, 45). Wenn Rensch (1954: 28) auch der geographischen Rassenbildung größere Bedeutung beimißt, betont er doch an anderer Stelle (1954: 18), daß alle Tiertypen einen steten Wandel ihrer jeweiligen spezifischen Ausprägung zeigen, „der vermuten läßt, daß der Typ der historisch sich bildenden Rassen und Arten der bei weitem verbreitetste und wichtigste ist." Offenbar sind noch zu wenig phylogenetische Reihen bekannt (Rensch 1954: 18), um die Bedeutung herauszustellen, die der historischen Abwandlung zukommt. Vielleicht vermag die Mikropaläontologie, die über genügend reiches Material verfügt, weitere Beispiele zu liefern (vgl. Bettenstaedt 1958).

VII. Phylogenie.

Die für die Vorstellungen über die Stammesentwicklung wichtigen Untersuchungen phylogenetischer Reihen haben gezeigt, daß es nicht ausreicht, nur die Beziehungen zeitlich aufeinanderfolgender Individuen festzustellen. Ein klareres Bild der Entwicklungsabläufe kann erst durch die Kenntnis des Verhaltens ganzer Populationen gewonnen werden. Dabei muß versucht werden, die Ergebnisse der Populationsgenetik auf die Paläontologie, die über ein Material aus großen Zeiträumen verfügt, zu übertragen und zu einer Synthese von Paläontologie und Genetik zu gelangen (Simpson 1951: 9). Bei der Bearbeitung von mikropaläontologischen Entwicklungsreihen wurde dieser Forderung teilweise schon Rechnung getragen, da der bei Mikrofaunen zur Verfügung stehende Individuenreichtum von vornherein die Betrachtung ganzer Populationen ermöglicht und Fragen aufwirft, die nur die Populationsgenetik beantworten kann (vgl. Bettenstaedt 1958). Das gilt selbstverständlich auch für Untersuchungen an Makrofossilien, aber dort ist in den meisten Fällen die Beschaffung eines größeren Materials schwierig. Auf diese Situation geht Simpson (1951: 11) ein:

„Der Paläontologe hat eine andere Einstellung gegenüber der Variation gewonnen. Für den Systematiker war die Variation nur etwas Lästiges, heute aber ist sie zu einem wichtigen Forschungsgebiet geworden, das methodisch immer weiter ausgebaut wird. Ähnlich wie der Genetiker lernt der Paläontologe mehr in Populationen als in Individuen zu denken und beginnt im Sinne von Populationsänderungen zu arbeiten. So sind, von sehr verschiedenen Ausgangspunkten her, Genetiker und Paläontologen zum Studium von Problemen gelangt, die nicht nur miteinander in Beziehung stehen, sondern manchmal auch identisch sind."

Wenn man zu einem Bild des phylogenetischen Zusammenhanges der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe gelangen will, braucht man 1. detaillierte Angaben über das Verhalten von Populationen der einzelnen Arten und Unterarten in Raum und Zeit (Kap. IV-VI), 2. eine Gesamtschau der Stammesentwicklung, die sowohl die Entwicklungsrichtung als auch die Abweichungen von derselben erkennen und Rückschlüsse auf die Entwicklungsmodi gewinnen läßt.

A. Historische Art- und Gattungsbildung.

Fließende phylogenetische Reihen mit allmählicher Verschiebung der Variationsbreiten veranschaulichen den Modus einer kontinuierlichen Artumwandlung („phyletische Evolution" nach SIMPSON 1951: 282). Diese Veränderungen sind am deutlichsten durch Variationskurven von Populationen zu verfolgen. Ein weiterer Entwicklungsmodus, die historische Artabspaltung, ist ebenfalls nur mit einem sehr reichen Individuenmaterial zu erfassen. Es ist sicher kein Zufall, daß eine Gabelungsstelle in der Stammesentwicklung, so selbstverständlich sie vorhanden ist, meines Wissens bisher noch nicht exakt sichtbar gemacht werden konnte. Da Funde von nur wenigen Individuen nicht anzeigen können, ob verschiedene Arten vorliegen oder nur Extremvariantengruppen einer einzigen Art mit großer Variationsbreite — wie z. B. *Spiroplectinata lata* —, ist es wieder das Verhalten ganzer Populationen, das allein geeignet ist, die tatsächlichen Zusammenhänge zu erkennen. Ein einzelnes Individuum kann immer nur Bindeglied sein, niemals einen Gabelungspunkt veranschaulichen, wie es Populationen vermögen.

Schließlich kann eine neue Art durch einen dritten Entwicklungsmodus entstehen. Dieser Modus wird — in Übereinstimmung mit dem Ausdruck „differentiation" von SIMPSON (1944: 200 und 1951: 278, Übersetzung von HEBERER) — als „Differenzierung" bezeichnet. SIMPSON (1951: 278, 280, Abb. 32) ordnet die beiden Modi Artabspaltung und Differenzierung seinem Begriff „Speziation" unter, doch erscheint eine stärkere begriffliche Trennung zweckmäßig, da sich beide Modi wesentlich voneinander unterscheiden. Bei der Artabspaltung löst sich aus der Variationsbreite der Ursprungsart die neue von der persistierenden alten Art ab und erreicht mit dieser zusammen eine größere Variationsbreite als die Ausgangsart; bei der Differenzierung gehen dagegen aus einer Art mit besonders großer Variationsbreite kurzfristig 2 bzw. 3 neue Arten unter Verdrängung der Ursprungsart hervor, von der jede eine weitaus geringere Variationsbreite besitzt. Hierbei wird ein großer Variantenbestand (Art A) in mehrere engere Variationsbreiten (Art B-D) aufgelöst. Diese verschiedenen Entwicklungsmodi sollen anhand einer Gesamtdarstellung erläutert werden, in der 28 Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* zusammengefaßt wurden (Abb. 26).

Um einen Zeitmaßstab für den Bereich Ober-Apt bis Ober-Alb zu gewinnen, wurden die aus Bohrungen bekannten Mächtigkeiten von Dollbergen und Georgsdorf kombiniert. Dabei wurde von der Voraussetzung ausgegangen, daß die größten Sedimentmächtigkeiten die abgelaufene Zeit am ehesten vollständig wiedergeben. Da die Mächtigkeiten aus Gebieten mit allgemein starker Unterkreide-Sedimentation (Abb. 1) ausgewählt wurden, dürften kaum größere Sedimentations-Unterbrechungen oder Schichtlükken vorliegen. Kleinere Unterschiede zwischen einzelnen Gebieten müssen in Kauf genommen werden; so z. B. beim Ober-Apt, das in Dollbergen 118 m (Abb. 4 und 9), in Georgsdorf 125 m (Abb. 10) mächtig ist. Für einen allgemeinen Zeitmaßstab spielen aber einige Meter im Verhältnis zu den Gesamtmächtigkeiten keine Rolle. In Abb. 19, die sich auf die Bohrung Georgsdorf 241 bezieht, umfaßt

---

Abb. 26. Gesamtdarstellung der Phylogenie von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* im Apt und Alb. Die 28 Variationskurven wurden nach Makrofossilien, Mikrofaunen, nach der Teufenlage in maximal-mächtigen Bohrprofilen und Diagrammen elektrischer Bohrlochsmessungen stratigraphisch eingestuft und erstrecken sich über eine Sedimentmächtigkeit von 513 m, entsprechend einem Zeitraum von etwa 7 Millionen Jahren. Der Darstellung liegt die Auswertung von insgesamt 14 231 Individuen zugrunde.

Abszisse: T (= T + B 0): triseriale Varianten.
T + B 1, 2, 3, 4, 5 usw.: Kammerzahlen des biserialen Stadiums bei tri- und biserialen Varianten (vgl. Taf. 2 Fig. 16-27).

Ordinate: Häufigkeit der Individuen, in Prozenten zur Gesamtindividuenzahl der Populationen ausgedrückt.

Kurven a-f, k-l und n: *Gaudryina dividens* n. sp.
Kurven g-i: *Gaudryina compacta* n. sp.
Kurven m, o-q: *Spiroplectinata lata* n. sp.
Ausgezogene Kurven r-w (links): *Spiroplectinata annectens* (PARKER & JONES).
Gestrichelte Kurven r-u (rechts): *Spiroplectinata complanata* (REUSS).
Gestrichelte Kurven v-w (rechts): *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp.

Schwarze Signatur: Ancestrale Populationen oder Variantengruppen von *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata lata*.

Enge Schrägschraffur: Progressive Populationen und Variantengruppen von *Gaudryina dividens* und den 4 *Spiroplectinata*-Arten.

Weite Schrägschraffur: *Gaudryina compacta* n. sp. (als einzige nicht nordwestdeutsche Art).

Das Gesamtbild ergibt eine Artumwandlung (*Gaudryina dividens*), Artabspaltung (*G. dividens* und *G. compacta*), Differenzierung in verschiedene Arten (*Sp. annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*) aus *Spiroplectinata lata* und wiederum Artumwandlung (nähere Erläuterungen im Text).

a)	= Abb. 5	(Mittelland-Kanal)
b)	= Abb. 9a-e	zusammengefaßt (Dollbergen 1007)
c)	= Abb. 10d	(Georgsdorf 67)
d)	= Abb. 10f	(Georgsdorf 69)
e)	= Abb. 10g	(Georgsdorf 58)
f)	= Abb. 10h	(Georgsdorf 39)
g-i)	= Abb. 14a-e	(Rehkogelgraben)
k)	= Abb. 12	(Stedum)
l)	= Abb. 13a	(Adorf 1)
m)	= Abb. 15	(Blumenhagen 101)
n)	= Abb. 16	(Georgsdorf 77)
o)	= Abb. 13b	(Adorf 1)
p)	= Abb. 17b	(Georgsdorf 48)
q)	= Abb. 18	(Etzel 20)
r)	= Abb. 19a	(Georgsdorf 58)
s)	= Abb. 13c	(Adorf 1)
t-w)	= Abb. 19b-e	(Georgsdorf 47, 74, 80 und 84).

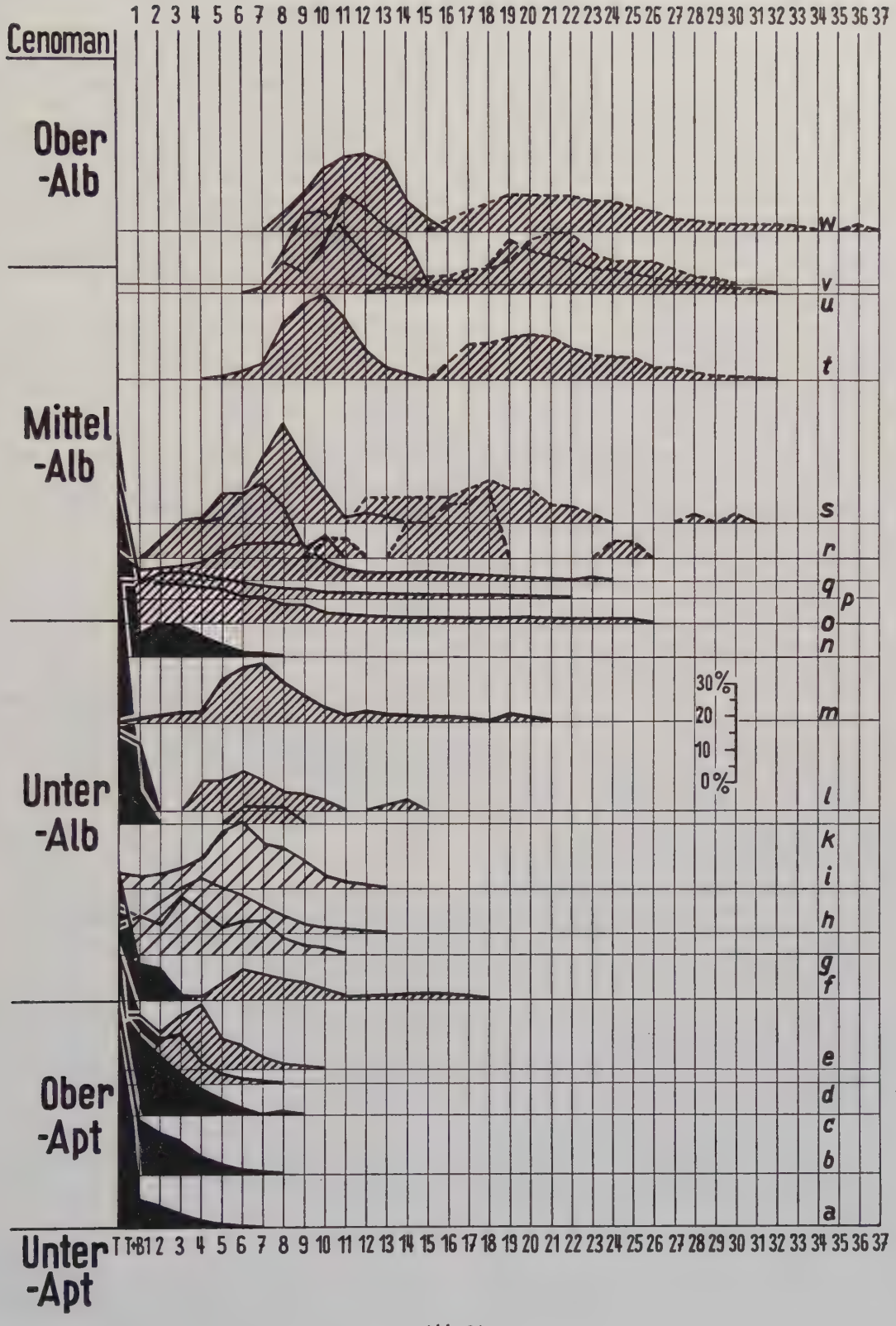

Cenoman
Ober -Alb
Mittel -Alb
Unter -Alb
Ober -Apt
Unter -Apt
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37
T T+B1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37
w
v
u
t
s
r
q
p
o
n
m
l
k
i
h
g
f
e
d
c
b
a
30%
20
10
0%

Abb. 26

das Mittel-Alb nur 141 m. Derartige lokal reduzierte Mächtigkeiten wurden nicht berücksichtigt. Als Maßstab liegen daher der Abb. 26 im Ober-Apt die Mächtigkeit von Dollbergen (118 m; Abb. 4 und 9) zugrunde und für die übrigen Unterstufen die von Dr. SCHUSTER angegebenen Durchschnittswerte von Georgsdorf (Unter-Alb 195 m, Mittel-Alb 180 m, Ober-Alb 105 m).

In dieses Profil wurden die Kurven maßstabsgetreu eingetragen; die von Dollbergen nach den erbohrten Teufen, die von Georgsdorf und Adorf teils nach der Teufenlage, teils nach ihrer Einstufung aufgrund der Diagramme elektrischer Bohrlochsmessungen. Der geringe Abstand der Kurven p und r wurde zur besseren Anschauung etwas vergrößert. Die Populationen aus isolierten Fundpunkten mußten mit Hilfe anderer Verknüpfungsmethoden eingetragen werden. Bei Kurve a vom Mittelland-Kanal erfolgte dies durch Einstufung nach Makrofossilien in das tiefste Ober-Apt, bei Stedum (Kurve k), Blumenhagen (Kurve m), Etzel (Kurve q) und dem Rehkogelgraben (Kurven g-i) nach Begleitfauna, stratigraphischer Position und der Entwicklungshöhe einzelner Varianten oder ganzer Populationen. Der Abstand der Kurven g-i wurde den nordwestdeutschen Mächtigkeiten angepaßt (vgl. Kap. IV C).

Die ancestralen Populationen und Variantengruppen von *Gaudryina dividens* und *Spiroplectinata lata* wurden in Abb. 26 durch schwarze Signatur gekennzeichnet; die progressiven und die übrigen *Spiroplectinata*-Arten durch dichte Schraffur. Die Kurven von *G. compacta* wurden wegen der nur nach ihrer Entwicklungshöhe datierbaren und geographisch anderen Herkunft durch weite Schraffur hervorgehoben. Dadurch wird der Entwicklungsablauf deutlicher sichtbar, der nachfolgend anhand der Variationskurven in stratigraphisch-zeitlicher Reihenfolge besprochen werden soll:

1. Artumwandlung von *Gaudryina dividens* im unteren bis mittleren Ober-Apt. Die ancestralen, vorwiegend aus triserialen Individuen bestehenden Populationen im tiefsten Ober-Apt (Abb. 26, Kurve a) führen nur wenige Varianten mit schwach entwickeltem biserialen Stadium (1-6 B-Kammern). Durch eine sehr langsame, stete Steigerung der B-Kammerzahl (1-7 in Kurve b und 1-8 in Kurve c) und Zunahme der tri- und biserialen Varianten kommt es schon hier zu der Verschiebung der Variationsbreite nach rechts, die für die Phylogenie der gesamten Gruppe kennzeichnend ist.

2. Artabspaltung von *Gaudryina dividens* im höheren Ober-Apt bis mittleren Unter-Alb. Die Teilung der Variationskurven in 2 Gipfel spiegelt die Aufsplitterung in ancestrale und progressive Kleinpopulationen wider (Kap. IV A und IV C). Die ancestralen Populationen umfassen vorwiegend triseriale Varianten, die progressiven tri- und biseriale Individuen mit zunehmender B-Kammerzahl (maximal 17 in Kurve f). Die progressive Variantengruppe führt die Entwicklung mit einer immer stärkeren Verschiebung ihrer Gipfelwerte nach rechts fort. Im Profil von Dollbergen liegen die Werte bei T + B 2 und B 3 (Abb. 9, Kurven h und g). In Abb. 26 wurden jedoch nur die progressiven Kurven von Georgsdorf mit den Gipfelwerten T + B 3, B 4 und B 6 übernommen (Kurven d-f). Mit *Gaudryina compacta* wiederholt sich die Verlagerung des Gipfelwertes von T + B 3 über B 4 nach T + B 6 im mediterranen Raum (Kurven g-i); diese Populationen könnten deshalb auch stratigraphisch etwas tiefer liegen (oberstes Ober-Apt bis unteres Unter-Alb).

Die ungünstigen Lebensbedingungen im nordwestdeutschen Unter-Alb förderten die Isolation progressiver und ancestraler Variantengruppen (Kurven k-n). Die stratigraphische Aufeinanderfolge der Kurven im Ober-Apt und Unter-Alb veranschaulicht die immer stärkere Aufsplitterung in genetisch verschiedene Populationen, die alle ihren Ursprung in den ältesten einheitlichen Populationen von *G. dividens* (Kurve a) im tieferen Ober-Apt haben. Es macht sich eine Spaltung in eine ancestrale Stammlinie und einen progressiven Seitenzweig bemerkbar, aus dem *Spiroplectinata lata* hervorgegangen ist.

Im höheren Unter-Alb bis untersten Mittel-Alb geben die Kurven m und o-q die besonders große Variationsbreite von *Spiroplectinata lata* wieder. In dieser Art ist aus Gründen, die in Kap. VII B näher erläutert werden, der gesamte Allelbestand der zeitweise getrennten ancestralen und progressiven Populationen wieder vereinigt. *Sp. lata* umfaßt T-Individuen bis stark progressive Extremvarianten mit 25 B-Kammern. Nach dem Auftreten von *Sp. lata* erscheint *G. dividens* nicht mehr.

3. Differenzierung in zwei *Spiroplectinata*-Äste zur Zeit des unteren Mittel-Alb (in Abb. 26 durch ausgezogene und gestrichelte Kurven r-w dargestellt). *Sp. annectens* bildet mit Individuen von geringer B-Kammerzahl (2-15) den einen *Spiroplectinata*-Ast, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* mit 10-36 B-Kammern den anderen. Beide haben sich aus dem Genbestand von *Sp. lata* entwickelt, da diese Art fast die gleiche Variationsbreite besitzt wie die zeitlich auf sie folgenden 3 anderen Arten zusammen. Auch bildet die Kurve q *(Sp. lata)* ein schwaches Maximum heraus, das schon den Kurvenbildern der ältesten Populationen von *Sp. annectens* ähnelt (ausgezogene Kurven r und s).

4. Artumwandlung von *Spiroplectinata annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* im Mittel-Alb und Ober-Alb (Kurven r-w). Wie bei *G. dividens* im Ober-Apt führt die Zunahme der B-Kammerzahl und der prozentual steigende Anteil der stärker progressiven Varianten zu einer langsamen Verschiebung der Variationsbreiten. *Sp. annectens* verlagert vom unteren Mittel-Alb bis unteren Ober-Alb ihren Gipfelwert von T + B 7 über B 8, B 10, B 11 nach T + B 12, der zweite *Spiroplectinata*-Ast in der gleichen Zeit von T + B 18 bis T + B 22. Triseriale Formen sind bei diesen 3 Arten nicht mehr vorhanden. Gegenüber den Ober-Apt-Populationen sind die Variationskurven der jüngsten *Spiroplectinata*-Arten im Laufe der Evolution weit nach rechts gerückt. Dies kommt auch in der Steigerung der biserialen Kammerzahl von 6 auf 36 zum Ausdruck. [Bei *Sp. bettenstaedti* treten sogar Varianten mit 42 B-Kammern auf (vgl. Taf. 1 Fig. 15).]

Obwohl die Variationskurven nur das Merkmal der biserialen Kammerzahl erfassen, können sie die Phylogenie der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe

sichtbar machen (Abb. 26). Die Folgerungen aus diesen Kurven sind durch weitere wichtige morphologische Eigenheiten der Formen zu ergänzen. Diese bestätigen vor allem die engen genetischen Zusammenhänge zwischen *G. dividens* und *Sp. lata* und zwischen *Sp. lata, Sp. annectens* und *Sp. complanata*. Übereinstimmend ergibt sich aus der Morphologie und den Variationskurven, daß aus einer einzigen Ursprungsart im Ober-Apt (*Gaudryina dividens*) eine neue Gattung (*Spiroplectinata*) mit 4 Arten im Unter-, Mittel- und Ober-Alb hervorgegangen ist. Nach den Vergleichen in Kap. VI ist damit das Schwergewicht der Entstehung dieser Arten in der historischen Artbildung zu sehen.

Zur besseren Veranschaulichung wurde die zusammenfassende Darstellung aller Kurven und damit der Phylogenie von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Abb. 26) als Raumbild ausgeführt (Abb. 27). Aus diesem Versuch einer perspektivischen und durch Schraffur räumlichen Darstellung ergibt sich ein „Kurvengebirge". Diesen Ausdruck gebrauchte meines Wissens erstmalig WEIGELT (1950: 424): „Als dreidimensionales Gebilde gedacht, liegt das „Kurvengebirge" diagonal zur basalen Längsteilungsskala nach Größenklassen." Diese Vorstellung von WEIGELT ist offenbar mit Abb. 27 getroffen. Ähnliche Raumbilder von Variationskurven hat auch Dr. BECKMANN entworfen (unveröffentlichtes Manuskript). In Abb. 27 tritt die ancestrale Stammlinie als steiler Grat hervor. Der sich abspaltende pro-

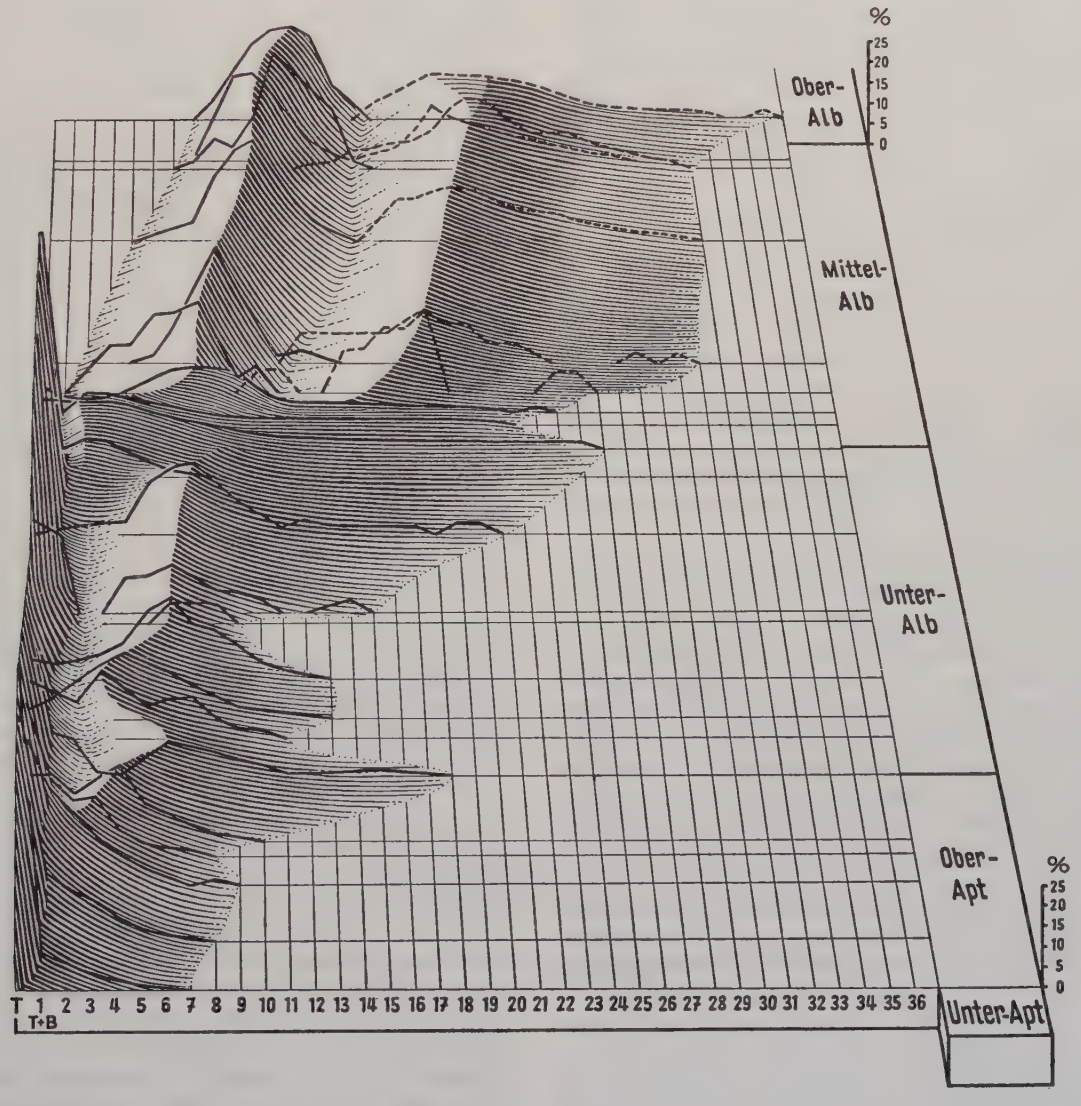


Abb. 27. Raumbild der Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* aus dem Apt und Alb („Kurvengebirge"). Der Darstellung wurden alle Kurven der Abb. 26 zugrunde gelegt. Durch die Schraffur sind Einzelheiten des Kurvenverlaufes etwas vereinfacht und schematisiert; das Ausmaß der Vereinfachung ist jedoch zu kontrollieren. Durch die plastische Darstellung werden die ancestrale *Gaudryina*-Stammlinie, der sich abspaltende progressive Seitenzweig, die Verschmelzung beider Linien durch *Sp. lata* und die aus ihr durch Differenzierung entstandenen beiden *Spiroplectinata*-Äste hervorgehoben.

gressive Seitenzweig ist durch ein Tal von der Stammlinie getrennt. Dieses Tal sowie der Gipfelzug des Seitenzweiges verschwinden in einem flachen Abhang, entsprechend der großen Variationsbreite von *Sp. lata*. Die beiden *Spiroplectinata*-Äste heben sich als zwei fast parallele Gebirgszüge heraus. Diese Darstellung zeigt noch deutlicher, daß die Entwicklung von einer einzigen Ursprungsart ihren Ausgang genommen hat.

B. Biologische Deutung.

Wie in Kap. IV C schon erwähnt, wird der Deutung des phylogenetischen Ablaufs die Selektionstheorie zugrundegelegt, wie sie von zahlreichen Biologen vertreten wird (Sewertzoff 1931, Dobzhansky 1939, Hartmann 1947, Mertens 1947, Ludwig 1948, 1954, Boettger 1954, Lüers & Ulrich 1954, Rensch 1954, Heberer 1957). Die 4 wichtigsten Evolutionsfaktoren — Mutation, Selektion, Isolation und Zufallswirkung in Kleinpopulationen (Dobzhansky 1939: 7, Hartmann 1947: 707, 710, Simpson 1951: 49, Ludwig 1954: 673, Rensch 1954: 4) — sind auch in der Phylogenie der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe zu erkennen. Dagegen lassen sich trotz Kompliziertheit der Vorgänge keine Beobachtungen machen, zu deren Erklärung andere Faktoren (vgl. Schindewolf 1950) herangezogen werden müßten.

Die Evolution der Gruppe geht auf Mutationen zurück, die hauptsächlich drei Schalenmerkmale verändern:

1. Die vermehrte Ausbildung biserialer Kammern bei gleichzeitiger Verringerung der triserialen.
2. Die Abplattung des biserialen Gehäuseteils, die zur Gattung *Spiroplectinata* führte und die man als „Schlüsselmutation" (Ludwig 1954: 701) bezeichnen kann.
3. Die gelegentliche Ausbildung eines uniserialen Stadiums, das jedoch nur bei *Sp. annectens* Bedeutung erlangt.

Da Mutationen grundsätzlich richtungslos, meist inadaptiv und nur manchmal präadaptiv bzw. adaptiv sind, ist zu klären, warum sich unter den sicher zahlreichen verschiedenartigen Mutationen diese als so vorteilhaft erwiesen, daß sie durch die Selektion gefördert wurden. Eine Überlegenheit der Formen mit stärker ausgebildetem biserialen Stadium könnte in der Größensteigerung oder in einer, wenigstens zeitweisen Schwebefähigkeit liegen, die besonders bei *Spiroplectinata* naheliegt. Steuer (1910: 190) und Remane (1952: 266) geben an, daß die Oberflächenvergrößerung, wie sie u. a. durch eine scheibenförmige Gehäusegestalt erreicht wird, eine Verringerung der Sinkgeschwindigkeit (durch Erhöhung des Reibungswiderstandes) bedeutet. Eine zeitweilige Schwebefähigkeit vermuten auch Wicher & Bettenstaedt (1957: 11-12) für die breiteren Schalengehäuse der phylogenetisch abwandelnden Gattung *Bolivinoides*.

Wahrscheinlich ist die Konkurrenzüberlegenheit der Formen mit stärker ausgebildetem B-Stadium durch folgende Vorstellung zu erklären. Nach H. Schmidt (1953: 127) leben die Foraminiferen der Schlammgründe, zu denen die *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe gehört (vgl. Kap. III B), in einer lockeren Zwischenzone mit Pflanzenresten und Schlammpartikeln, bei der eine scharfe Grenze zwischen Sediment und Wasser nicht vorhanden ist. Betrachten wir die Pyramidenform der nur triserialen *Gaudryina*-Varianten, dürften diese Individuen verhältnismäßig schwerfällig sein, während die langgestreckten und scheibenförmigen Gehäuse von *Spiroplectinata* weniger tief in den lockeren Schlamm einsinken und sich leichter aktiv fortbewegen oder passiv durch Strömungen fortbewegt werden können. Auf diese Weise wäre *Spiroplectinata* im Nahrungserwerb begünstigt und die etwas tiefer im Schlamm lebenden *Gaudryina*-Exemplare benachteiligt. Hinzu kommt, daß die Formen in ihrer Nahrung hauptsächlich auf das niedersinkende Plankton angewiesen sind, wofür ihre paläogeographische Verbreitung spricht (Kap. III A). In diesem Falle ständen den weniger tief im Schlamm einsinkenden Formen sicher häufiger Nahrungspartikel zur Verfügung, auf die sie mit ihren Pseudopodien stoßen. H. Schmidt (1953: 127) nimmt an, daß die Schlankheit des Gehäuses von *Turritella* die Fortbewegung durch den Schlamm sicher erleichtert, hält aber eine Übertragung dieser Erfahrung auf schlanke Foraminiferengehäuse nicht für angebracht. Sie mag aber doch vertretbar sein, da es sich bei den Foraminiferen mehr um ein passives Verhalten (geringeres Einsinken, leichterer Ortswechsel durch zeitweise Wasserbewegung) handelt.

Dieser Selektionsvorteil ähnelt einem Beispiel, das Ludwig (1948: 28) für seine Vorstellung eines „Nischenvorteils" anführt: „Eine an Blutfarbstoff reichere Mückenlarve kann tiefer in den Faulschlamm eindringen und so gewissermaßen eine sichtbare neue Nische besiedeln." Der ökologische Unterschied liegt darin, daß der Vorteil bei diesem Beispiel in dem tieferen Eindringen besteht, bei *Spiroplectinata* aber in dem nicht so tiefen Einsinken. Das Gemeinsame liegt in dem Biotop der Schlammzone und der Geringfügigkeit der räumlichen Trennung, die schon ökologisch wirksam werden kann.

Auf diese Weise können die tri- und biserialen Formen einen Selektionsvorteil erreichen oder ihren Lebensraum erweitern. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß neben *Gaudryina* und *Spiroplectinata* noch eine sehr reiche benthonische, meist kalkschalige Foraminiferen-Fauna auf dem gleichen Meeresboden lebte, so daß man eine scharfe Nahrungskonkurrenz annehmen darf. Die Folge dieses Selektionsvorteils war, daß die konkurrenzüberlegenen Individuen mit höherer B-Kammerzahl die mit weniger B-Kammern allmählich ausmerzten. Diese infraspezifische Auslese, die durch den Zusammenhang von Kammerzahl und Häufigkeit der triserialen Individuen bestätigt wird (Abb. 21), bietet eine Erklärung für die langsame zeitliche Verschiebung der Variationsbreiten und damit für den Entwicklungsmodus der kontinuierlichen Artum-

wandlung. Infraspezifische Selektion kann außerdem auch die Zunahme der durchschnittlichen Gesamtkammerzahl und die Größensteigerung innerhalb der Arten erklären (vgl. Kap. IV D).

Im höheren Ober-Apt und Unter-Alb setzt sich als weiterer Entwicklungsmodus eine allmähliche Artabspaltung durch. Dieser Modus kann erst wirksam werden, wenn zu den Entwicklungsfaktoren Mutation und Selektion die beiden anderen Faktoren Isolation und Zufall hinzutreten. Dies war der Fall, als isolierte Kleinpopulationen entstanden, in denen sich entweder mehr ancestrale Varianten erhielten oder progressive zunächst zufällig anreicherten. Bei den progressiven Kleinpopulationen setzte dann verstärkt die Selektion ein und beschleunigte die Entwicklung. Ancestrale Populationen (z. B. Abb. 26, Kurve n) konnten sich neben progressiven (Kurve m) lange Zeit im gleichen Sedimentationsraum halten. Diese Beobachtung ist nur durch Isolation verständlich.

Wir haben hier eine beginnende Artabspaltung vor uns, die im nordwestdeutschen Raum nur deshalb nicht zu einer endgültigen Trennung in zwei Äste führte, weil sich alle Varianten noch genetisch mischen konnten. Dies ergibt sich aus der großen Variationsbreite von *Spiroplectinata lata,* die den gesamten Allelbestand der ancestralen und progressiven Populationen (T-Individuen bis Formen mit hoher B-Kammerzahl) wieder in sich vereinigt. Wäre die Aufsplitterung in genetisch verschiedene Kleinpopulationen nicht erfolgt, würde man auch im Unter-Alb nur eine langsame kontinuierliche Verschiebung der Variationsbreiten erwarten können, wie sie sich im tieferen Ober-Apt oder im Rehkogelgraben bemerkbar macht. Der Zerfall in kleinere Populationen wurde aber durch die ungünstigen Lebensbedingungen im Unter-Alb gefördert (vgl. Kap. IV C). Man kann sich nun leicht vorstellen, daß bei stärkerer geographischer oder länger anhaltender Trennung schließlich auch genetische Isolation eintritt und damit eine neue Art entsteht. Wahrscheinlich darf man die Entstehung von *Gaudryina compacta* im mediterranen Raum auf diese Weise erklären. Ein weiteres Beispiel bilden die progressiven Populationen in Trinidad (vgl. Kap. VI B), wo im Gegensatz zu Nordwestdeutschland und Oberösterreich die ancestralen T-Individuen fehlen. Hier haben sich offenbar progressive Varianten völlig abgesondert und bis Trinidad ausgebreitet, während die ancestralen Formen zurückgeblieben sind. Die in Nordwestdeutschland nur unvollständige Aufspaltung ist bei größerer geographischer Isolation im mediterranen Raum und in Trinidad weitergeführt. Trotzdem zeichnet sich auch im nordwestdeutschen Raum dieser Modus der Artbildung klar ab.

Spiroplectinata lata vermittelt mit ihrer großen Variationsbreite zwischen *G. dividens* und den jüngeren *Spiroplectinata*-Arten. Mit *G. dividens* hat sie die T-Varianten und mit den *Spiroplectinata*-Arten die abgeplatteten, zahlreichen biserialen Kammern gemeinsam. In ihrer Variationsbreite sind die progressiven und ancestralen Populationen wiederum vereinigt. Eine wahrscheinliche Ursache hierfür ist darin zu sehen, daß in der *regularis*-Zone günstigere Lebensbedingungen für die *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe herrschten als im übrigen Unter-Alb. Damit konnten sich erneut größere Populationen bilden, die die Wiederverschmelzung der Kleinpopulationen und ihren Genaustausch ermöglichten. Ludwig (1954: 692) beschreibt diesen Vorgang mit den Worten, daß eine sich ausbreitende Population die „Reste etwa verbliebener Mikrorassen" aufschluckt, unterwegs gewissermaßen Allele „zusammenklaubt" und so die genetische Variabilität steigert.

Spiroplectinata lata zeichnet sich aber nicht nur durch die große Variationsbreite, sondern auch durch ihre stark abgeplatteten B-Kammern aus. Diese Abplattung („Schlüsselmutation"), die bereits in der *schrammeni*-Zone im progressiven Zweig der Gruppe vorhanden war, bedeutete einen weiteren Selektionsvorteil für die T + B-Varianten. Dadurch gelangte *Sp. lata* zu einer so großen Konkurrenzüberlegenheit, daß sie in der *regularis*-Zone und im unteren Mittel-Alb, als die günstigeren Lebensbedingungen zu einer Wiederverschmelzung der *lata*- und *dividens*-Populationen führten, ihre Individuenzahl weiterhin steigern konnte. Da *Gaudryina dividens* in dem Genbestand von *Sp. lata* aufging, hörte ihre Existenz als Art auf.

An diesem Beispiel läßt sich beobachten, wie sich eine Mutation nur langsam und allmählich ausbreitet. Die erste Andeutung dafür könnte in der etwas breiteren Ausbildung des biserialen Teils bei einer Übergangsform aus Stedum (Taf. 2 Fig. 29) liegen. Sicher aber tritt die Mutation in der *schrammeni*-Zone auf, wenn auch erst selten. In der *tardefurcata*-Zone ist sie schon so häufig, daß die Funde zur Herstellung einer Variationskurve ausreichten (Abb. 15); in der *regularis*-Zone hat sie sich schließlich in auffallend individuenreichen Populationen durchgesetzt. Wenn man die Zeitspanne von Mitte *schrammeni*- bis Mitte *regularis*-Zone zugrundelegt, sind von der ersten Andeutung der *lata*-Mutation bis zu ihrem Vorherrschen im Genbestand etwas über 1 Mill. Jahre verstrichen.

Mit der *lata*-Mutation wurde das charakteristische Merkmal der Gattung *Spiroplectinata* erworben. Unmittelbar nach der Ausbreitung von *Sp. lata,* die den Allelbestand von *G. dividens* „aufgeschluckt" hatte, entstanden 3 weitere *Spiroplectinata*-Arten, die wiederum aus *Sp. lata* hervorgingen. Das plötzliche Auftreten mehrerer Arten der neuen Gattung entspricht offenbar einer „explosiven" Phase, die aber nicht eine Annahme „innerer Faktoren" erfordert, sondern eine Erklärung in der Eroberung einer neuen ökologischen Nische oder einer besser angepaßten Lebensweise durch Selektion findet. Ähnlich äußert sich Rensch (1954: 119):

„Das Entscheidende an solchen Blüteperioden ist nicht eine Steigerung der Mutationsrate oder ein gehäuftes Auftreten von Großmutanten, sondern eine Beschleunigung der Differenzierung infolge zeitweiliger Verschärfung der Selektion durch Änderung der Umweltfaktoren in der Zeitfolge, z. B. Auftreten neuer Vegetationsverhältnisse, neuer Ernährungsmöglichkeiten usw., oder durch Besiedlung von Gebieten mit neuen Biotopen, die noch frei sind oder nur mit stark konkurrenzunterlegenen Typen besetzt sind."

Durch eine solche explosive Aufspaltung kann gleichzeitig eine andere, vorher lebensfähige Form verdrängt werden (Rensch 1954: 249).

Brinkmann (1929: 209) stellte bei seinen Untersuchungen an Kosmoceraten eine Vergrößerung der Variationsbreiten kurz vor dem Auftreten neuer Stammlinien fest. Dem entspricht die ungewöhnlich große Variationsbreite von *Sp. lata* kurz vor dem Erscheinen der 3 neuen *Spiroplectinata*-Arten. In beiden Fällen liegt nicht eine höhere Mutationsrate vor, sondern Verringerung des Selektionsdruckes (Mertens 1947: 7-8). Bei den neu entstehenden Arten *Sp. annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* führte jedoch die Konkurrenz zu einem starken Selektionsdruck, der die Variationsbreite einengte. Hieraus erklärt sich die Differenzierung in zwei *Spiroplectinata*-Äste, deren Variationsbreiten zusammen nicht größer sind als die der Ausgangsart *Sp. lata. Sp. annectens* und der *complanata-bettenstaedti*-Ast haben sich daher durch Selektion aus dem Genbestand von *Sp. lata* herausgebildet. Diese Differenzierung zeigt besonders deutlich Kurve q in Abb. 26. Aus der allmählichen Herausbildung des *annectens*-Gipfels geht die wohl relativ schnelle, aber gleitende Umwandlung hervor. In ebenso engem Zusammenhang wie mit *Sp. annectens* steht *Sp. lata* auch mit *Sp. complanata,* und zwar nicht nur sichtbar in der Überschneidung der Variationsbreiten und der stratigraphischen Reichweite, sondern auch im Hinblick auf die Morphologie. So enthält *Sp. lata* hin und wieder Varianten, die sich z. T. schwer von *Sp. annectens* bzw. kaum von *Sp. complanata* unterscheiden lassen. Weitere Mutationen verstärkten aber die trennenden Artmerkmale. Aus der großen Variationsbreite von *Sp. lata* wurden also bestimmte Variantengruppen — z. B. die T-Individuen — durch Selektion ausgemerzt, andere durch neue Mutationen umgewandelt.

Die Eignung der *Sp. lata* galt nur für eine kurze Zeit unter für sie günstigen Konkurrenzbedingungen, denn im mittleren Mittel-Alb existiert die Art bereits nicht mehr. (Dadurch wird sie zu einem wichtigen Leitfossil für den Bereich *schrammeni-* bis *mammillatum*-Zone.) *Sp. annectens* und *Sp. complanata,* die aufgrund ihrer weiteren Selektionsvorteile *Sp. lata* z. T. ausmerzten, z. T. umformten, sind in fast gleicher Weise ebenfalls zu einer gewissen Schwebefähigkeit geeignet; *Sp. annectens* durch stabförmige Gestalt (vgl. Steuer 1910: 190, Remane 1952: 266), *Sp. complanata* durch ein relativ breites Gehäuse. Dadurch konnten sie *Sp. lata* konkurrenzüberlegen sein. *Sp. bettenstaedti,* deren Hauptverbreitung stratigraphisch höher liegt als die von *Sp. complanata,* konnte sich neben *Sp. annectens* und *Sp. complanata* behaupten. Ihr wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber diesen liegt in der Größensteigerung, die einen gewissen Vorteil bedeutet haben mag. Alle 3 Arten unterliegen kurz nach ihrer Differenzierung aus *Sp. lata* wieder dem Modus der Artumwandlung; jede der Arten steigert kontinuierlich ihre B-Kammerzahl als Folge des Auslesevorteils, der die Evolution der gesamten Gruppe entscheidend beeinflußt.

In diesem Zusammenhang kann darauf hingewiesen werden, daß die in der tieferen Oberkreide vorkommende *Spiroplectinata jaekeli* (Franke)[10]) sicher mit den Unterkreide-Arten, die nur bis ins Cenoman verfolgt werden können, verwandt ist. Die Hauptverbreitung dieser Art, die ein triseriales, biseriales und gut entwickeltes uniseriales Stadium aufweist, liegt im Turon, aber Hagn & Zeil (1954) fanden Vorläufer bereits im Ober-Cenoman. Es mag hier auch gesagt werden, daß die Herkunft der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe noch unklar ist. Sicher ist *Gaudryina richteri* aus dem Ober-Hauterive ein Vorläufer von *G. dividens,* doch ist ein direkter Zusammenhang nicht nachzuweisen, da *Gaudryina* im nordwestdeutschen Barrême und Unter-Apt kaum gefunden wird (vgl. Kap. III B). Eine enge Verwandtschaft ist sehr wahrscheinlich, da der Querschnitt des biserialen Stadiums eine Beziehung zwischen *G. richteri, G. dividens* und den *Spiroplectinata*-Arten erkennen läßt, nämlich in seiner zunehmenden Verflachung. Der Querschnitt des zweizeiligen Teiles ist bei *G. richteri* ziemlich hoch und mit abgerundeten Ecken, bei *G. dividens* niedriger und oval, bei den *Spiroplectinata*-Arten flach mit gerundeten Seiten (vgl. Taf. 1 Fig. 2c, 4c, 9c, 11c, 13c, 14c). Aus dem Oxford wurde mir eine *Gaudryina*-Art mit gut ausgebildetem tri- und biserialen Stadium bekannt[11]), die jedoch in keiner engeren Verbindung zu der Ober-Hauterive- und Ober-Apt-*Gaudryina* steht. Die *Gaudryina*-Arten sind wohl jeweils von einem noch unbekannten Lebensraum nach Nordwestdeutschland eingewandert, wo sich dann aus *G. dividens* die Gattung *Spiroplectinata* entwickelt hat.

Betrachtet man zusammenfassend die Phylogenie der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe, in deren Verlauf aus einer einzigen Ursprungsart eine neue Gattung mit 4 Arten hervorgegangen ist, sieht man die verschiedenen Entwicklungsfaktoren in verschiedener „Kombination und Intensität" (vgl. Simpson 1951: 175) beteiligt. Die Selektion, insbesondere die infraspezifische Orthoselektion, ist bei allen drei Entwicklungsmodi — Artumwandlung, Artabspaltung und Differenzierung — wirksam. Eine Verringerung des Selektionsdruckes ermöglicht die große Variationsbreite und hohe Individuenzahl von *Sp. lata;* eine Verschärfung der Selektion hat die „explosive" Aufspaltung in mehrere *Spiroplectinata*-Arten zur Folge.

Der Faktor Isolation ist in der Trennung von ancestralen und progressiven Populationen zu erkennen. Diese Aufsplitterung in Kleinpopulationen hat in Nordwestdeutschland zu einer beginnenden Artabspaltung geführt, in Oberösterreich und Trinidad jedoch teilweise schon zu einer neuen Art *(G. compacta).* Bei der Differenzierung spielt wahrscheinlich auch die Einnischung (Annidation), die Ludwig (1954) als 5. Evolutionsfaktor herausstellt, eine Rolle. *Sp. annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* lebten im Mittel- und Ober-Alb, also über mehrere Jahrmillionen, annähernd gleich häufig in demselben Sedimentationsraum nebeneinander (Abb. 22), unterschieden sich jedoch durch ihre Gehäusegestalt und hatten

[10]) Für einige Exemplare dieser Art danke ich den Herren Dr. H. Hiltermann und W. Koch.

[11]) Dr. G. F. Lutze, Braunschweig, machte mich freundlicherweise auf diese neue Art aufmerksam und stellte mir eine Population zum Vergleich zur Verfügung (vgl. Lutze 1959).

wahrscheinlich eine etwas unterschiedliche Lebensweise. Wenn sie in unmittelbarer Konkurrenz miteinander gestanden hätten, wäre wohl zu erwarten, daß eine Art die andere verdrängt hätte, bzw. daß gar nicht erst mehrere Arten nebeneinander entstanden wären.

Die Zufallswirkung in Kleinpopulationen erlangt in Verbindung mit dem Faktor Isolation Bedeutung. Durch sie erklären sich die Schwankungen im Entwicklungsablauf, die aus der unregelmäßigen Verschiebung der Variationsbreiten in den Kurven abzulesen ist.

Neben diesen Evolutionsfaktoren ist der Faktor Mutation der wesentlichste für die Entwicklung. Er liefert „das Evolutionsmaterial, mit dem die anderen Faktoren arbeiten" (Ludwig 1954: 679). Die Ausbildung eines biserialen Stadiums ist nicht auf die Gattung *Gaudryina* beschränkt, sondern findet sich bei zahlreichen Arten der Verneuilinidae und auch anderer Familien in allen Formationen wieder (vgl. u. a. Cushman 1937, 1950; Glaessner 1948; Matthes 1956; Pokorný 1958). Zusätzliche biseriale Kammern sind also eine allgemeine Erscheinung bei Formen, die triserial beginnen. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um neutrale Mutationen handelt, die immer wieder auftreten (vgl. Ludwig 1948: 16) oder um Mutationen, die zu einem Selektionsvorteil führen. Die Annahme eines Vorteils ist bei *G. dividens* zu Beginn der Entwicklung nicht notwendig, jedoch im weiteren Verlauf, etwa im höheren Ober-Apt und besonders im Unter-Alb, überaus wahrscheinlich (vgl. Abb. 21). Trotzdem hätte wohl dieser Vorteil allein nicht zur Entstehung einer neuen Gattung ausgereicht. Hier tritt die große Bedeutung der mutativen Abplattung des biserialen Stadiums hervor.

Auch diese Mutation ist häufig zu beobachten. Viele Foraminiferen-Gattungen verfügen ähnlich wie *Spiroplectinata* über ein abgeflachtes, langgestrecktes Gehäuse, z. B. *Flabellammina, Spiroplectammina, Vaginulina, Citharina, Frondicularia, Plectofrondicularia, Neoflabellina, Flabellinella, Bolivinita, Bolivinella* oder einige Arten der Gattungen *Bigenerina, Bolivinoides, Ventilabrella* u. a. Es ist möglich, sich die Entstehung und den Vorteil dieser Gehäuseformen ähnlich vorzustellen. Mutative Abplattung in Kombination mit einem hochentwickelten biserialen Stadium ist bei *Gaudryina* nur einmal aufgetreten und hat eine neue Gattung entstehen lassen.

Dieser Vorgang bedeutet, daß in der Evolution von *Gaudryina* zu *Spiroplectinata* die Entstehung der Merkmale nicht gleichzeitig und nicht gleich schnell erfolgt. Zuerst entwickelt sich langsam das biseriale Stadium, und als dieses bereits gut ausgebildet ist, erfolgt mutativ seine Abplattung, wodurch der Habitus der neuen Gattung erreicht wird. Die Merkmale entstehen also heterochron. Dieses nach Watson „mosaikartige Verhalten" der Merkmale wurde von de Beer als „Mosaikmodus der Evolution" bezeichnet (Gross 1956: 32). Er bedeutet ein merkmalsweises Verschieben von einem zu einem anderen Mosaik, das fließend und allmählich vor sich geht, wobei die einzelnen Merkmale meist ein verschiedenes Entwicklungstempo haben.

Das Ober-Apt bis untere Ober-Alb umfaßt einen Zeitraum von etwa 7 Mill. Jahren. Innerhalb dieses Zeitintervalles ist die Entwicklung der Gruppe fast lückenlos zu verfolgen. Dabei zeigt sich sowohl bei *Gaudryina* als auch bei *Spiroplectinata* eine fließende, kontinuierliche Artumwandlung. Diese Entwicklung stellt sich nicht als durchgehende gerade Linie dar, wie man es bei schematischer Darstellung von phylogenetischen Reihen annehmen könnte. Zwar ergibt die Verbindung der Kurvenmaxima jeweils eine durchschnittliche Hauptlinie, aber sie ist nach beiden Seiten von Streuungen und Abweichungen mehr oder weniger kurzer Dauer begleitet, bedingt durch einen ständigen Wechsel von ancestralen und progressiven Populationen. Diese Schwankungen haben bei *Gaudryina* zur Folge, daß ancestrale Populationen nach größeren Zeitabständen immer wieder auftreten (vgl. Kurve i in Abb. 9). In diesem Zusammenhang wird das Dollo'sche Gesetz insofern berührt, als ancestrale Zustände zwar nicht wieder neu entstehen, sich aber lange Zeiten durch Isolation erhalten können (z. B. Kurve n in Abb. 26). Bei Fossilgruppen, von denen nicht viele Stücke zur Verfügung stehen, können solche ancestralen Individuen in stratigraphisch hohen Schichten manchmal unerklärlich erscheinen. Dieses Bild der Entwicklung in Nordwestdeutschland wird kompliziert durch zusätzliche geographische Arten und Rassen wie *Gaudryina compacta* und die mediterranen Arten oder Subspecies von *Spiroplectinata* (Kap. VI).

Eine weitere Vorstellung, die Gabelung eines Stammbaumes, die in allen Stammbaum-Rekonstruktionen als ein einziger Gabelpunkt dargestellt wird, muß durch das vorliegende Material variiert werden. Jede Darstellung eines Gabelpunktes darf nur als Schema verstanden werden. Auch die Spaltung der Variationskurven in Abb. 26 spiegelt, wie in Kap. IV A und IV C ausgeführt, nicht Artspaltung innerhalb einer Population wider, sondern kommt durch Zusammentreffen und Vermengung isolierter ancestraler und progressiver Kleinpopulationen in einem Profil bzw. in den einzelnen Proben zustande. Diese Populationen waren räumlich und zeitlich getrennt. Auch nach Ludwig (1954: 686) sind Stammbaumgabelungen nur bei „räumlicher Sonderung" möglich (vgl. auch Simpson 1951: 278). Wenn hier trotzdem eine Artabspaltung graphisch sichtbar wird, ist dies auf die ständigen Populationswanderungen und Arealverschiebungen sowie auf die günstige Überlieferung zurückzuführen, die in marinen Sedimenten vollständiger als in terrestrischen ist.

Die biometrischen Messungen haben gezeigt, daß eine Gabelung oder Artabspaltung nicht in einem einzigen Punkt dargestellt werden kann. Zwar lassen sich Gabelpunkte bei den inhomogenen Kurven zu einer bestimmten Zeit und an einem bestimmten Ort erkennen, sie verschwinden aber oft in der nächsten Population wieder durch Mischung mit ancestralen Varianten. Wollte man hier einen einzigen Gabelpunkt fixieren, könnte man ihn nur ungefähr durch Mitteln ins höhere Ober-Apt legen. Trotz einer Zeitspanne von 1-1·5 Mill. Jahren (höheres Ober-Apt bis mittleres

Unter-Alb) hat sich der progressive Seitenzweig in Nordwestdeutschland nach seiner Abspaltung nicht endgültig von der Stammlinie gelöst und noch keine neue Art entstehen lassen. Selbst als die *lata*-Mutation zu einer neuen Art und Gattung führte, lag noch keine genetische Trennung vor.

Obwohl 7 Mill. Jahre für die Evolution eine verhältnismäßig lange Zeitdauer darstellen, ist doch das Ausmaß der phylogenetischen Umwandlung bemerkenswert, die von einem „Bautyp" zu einem anderen führt. Es erfolgt eine Umorganisation des Schalenaufbaus von vorwiegend triserial zu vorwiegend biserial. Diese Umformung könnte man durchaus mit der Entstehung der Heterocorallia aus den Pterocorallia vergleichen, die Schindewolf (1950: 243) als Bauplanänderung und Entstehung eines neuen Typus bezeichnet (vgl. auch Heberer 1957: 894). Wenn man die Anfangsglieder der vorliegenden Reihe (*Gaudryina dividens*, Taf. 2 Fig. 16) den Endgliedern (*Spiroplectinata bettenstaedti*, Taf. 2 Fig. 45) gegenüberstellt, wird die weitgehende Umgestaltung deutlich. Diese Tatsache ist deshalb beachtenswert, weil es sich um relativ einfach organisierte Lebewesen handelt und der marine Lebensraum einen im Verhältnis zum terrestrischen gleichbleibenden Biotop darstellt. Diese 7 Mill. Jahre, in denen die Sedimentation wenig gestört verlief, zeigen also den kontinuierlichen Übergang von Arten und Gattungen, bzw. von einem Bautyp zu einem anderen; primäre Sprünge der Entwicklung (Saltationen) treten nicht auf.

Da sich alle beobachteten Erscheinungen auf die bekannten Evolutionsfaktoren zurückführen lassen, kann für die Phylogenie dieser Gruppe auf eine Erklärung durch innere Triebkräfte verzichtet werden. Auch Rensch (1954: 63, 74, 83) ist der Meinung, daß man von einer Deutung auch der transspezifischen Evolution durch hypothetische Kräfte solange absehen kann, wie sie ohne diese möglich ist. Dieselbe Ansicht vertritt in noch schärferer Weise Heberer (1957: 860). Man sollte hier also nicht von „Orthoevolution" sprechen, sondern stattdessen von Orthoselektion. Es entspricht auch der Anschauung von Simpson, gleichbleibende Selektion über längere Zeiträume als richtunggebend für die Evolution anzusehen. Für Simpson (1951: 117) ist die Selektion „ein wahrhaft schöpferischer Faktor in der Evolution", der zusammen mit den anderen Evolutionsfaktoren (1951: 49) eine Kontinuität der Entwicklung hervorbringt (1951: 86). Die Ablaufformen der Evolution faßt Simpson (1951: 274) in 3 große Entwicklungsmodi zusammen: „Speziation, phyletische Evolution und Quanten-Evolution", die er (in Abb. 31: 277) schematisch durch Häufigkeitskurven von Populationen in aufeinanderfolgenden Stadien darstellt. Vergleicht man diese theoretischen Kurvenfolgen mit der Gesamtdarstellung der an *Gaudryina-Spiroplectinata* beobachteten Variationskurven (Abb. 26), finden sich alle 3 Modi an diesem Beispiel verwirklicht: Speziation bei *Gaudryina dividens* vom tiefen Ober-Apt bis zu den divergierenden Kurven im mittleren Unter-Alb, phyletische Evolution bei *Gaudryina dividens* im Ober-Apt sowie bei den *Spiroplectinata*-Arten (mit Ausnahme von *Sp. lata*) im Mittel- bis Ober-Alb, und quantitative Evolution, indem die beiden vorhergehenden Modi zusammen bzw. hintereinander auftreten. Daraus kann gefolgert werden, daß die an Metazoen gewonnenen Vorstellungen auch für die Evolution der Protozoen zutreffen. Beide Gruppen unterliegen denselben biologischen Gesetzmäßigkeiten.

VIII. Zusammenfassung.

Einleitung.

Thema der Arbeit ist die variationsstatistische Untersuchung des genetischen Zusammenhanges einer *Gaudryina*-Art (aus dem Ober-Apt) mit Arten der Gattung *Spiroplectinata* (aus dem Alb), der bisher nach Gehäuseaufbau, stratigraphischer Aufeinanderfolge und seltenen Übergangsformen nur vermutet wurde.

Taxionomie.

Ungenaue Beschreibungen der ersten Autoren und die große Variationsbreite der Arten erforderten eine Diskussion über die Gattungszuordnung. Die Diagnosen von *Spiroplectinata annectens* (Parker & Jones) und *Sp. complanata* (Reuss) wurden ergänzt und 5 Arten neu beschrieben: *Gaudryina dividens, G. compacta, G. richteri, Spiroplectinata bettenstaedti* und *Sp. lata.*

Paläogeographie und Ökologie.

Der Lebensraum dieser Arten wird in einer paläogeographischen Karte dargestellt und der Zeitraum ihrer phylogenetischen Entwicklung nach den Sedimentmächtigkeiten auf etwa 7 Mill. Jahre geschätzt. Nach der begleitenden Foraminiferen-Fauna, der petrographischen Ausbildung der Sedimente sowie nach der Zusammensetzung der Schalensubstanz bevorzugten *Gaudryina* und *Spiroplectinata* stille, strömungsarme, küstenferne und schlammige Meeresböden. Zum Aufbau ihrer Gehäuse beanspruchten sie kleine Kalkkörnchen und einen gewissen Kalkgehalt des Meerwassers.

Biometrie.

Die ausgewerteten paläontologischen Populationen umfassen im Gegensatz zu den biologischen zahlreiche Generationen. Eingipfelige Häufigkeitskurven deuten auf homogenes Material, mehrgipfelige Kurven auf Unvollständigkeit (zu geringe Stückzahl) oder Inhomogenität; inhomogenes Material kann durch sekundäre Mischung genetisch verschiedener Populationen in den Proben zustandekommen.

Als phylogenetisch abwandelndes Merkmal liegt den Untersuchungen die Kammerzahl des biserialen Stadiums zugrunde, die bei der ge-

samten Gruppe vom Ober-Apt bis zum Ober-Alb kontinuierlich zunimmt. Ausgewertet wurden 57 Populationen aus 10 Fundorten Nordwestdeutschlands (vorwiegend Erdölbohrungen) und 3 Populationen aus Oberösterreich mit insgesamt 17 955 Exemplaren.

Schwankungen der Individuenzahlen sind ohne Einfluß auf die Entwicklungsrichtung. Dagegen bedeuten unregelmäßige Verschiebungen der Variationsbreiten Schwankungen im phylogenetischen Ablauf. Sie sind bedingt durch einen höheren Anteil ancestraler (vorwiegend triserialer) oder progressiver (vorwiegend tri- und biserialer) Varianten, als nach der durchschnittlichen Entwicklungshöhe und stratigraphischen Stellung zu erwarten sind. Diese Unregelmäßigkeiten entstehen durch Zerfall in isolierte Kleinpopulationen, in denen durch Zufallswirkung der Genbestand verschieden werden kann. Die kurzfristige Aufeinanderfolge der mehr ancestralen oder mehr progressiven Populationen geht auf seitliche Arealverschiebungen (Populationswanderungen) zurück, verursacht durch geringfügige fazielle Änderungen (z. B. der Wassertiefe oder der Strömungsverhältnisse).

Die Entwicklungsrichtung der gesamten Gruppe zeichnet sich bereits bei *Gaudryina dividens* im unteren Ober-Apt durch allmähliche Zunahme progressiver Varianten und Abnahme ancestraler (triserialer) Individuen ab. Im mittleren und höheren Ober-Apt beginnt ein progressiver Seitenzweig mit tri- und biserialen Varianten sich von einer ancestralen *Gaudryina*-Stammlinie abzuspalten.

Die Spaltung erfolgt dadurch, daß sich durch länger andauernde Isolation entweder der ancestrale Allelbestand erhalten oder der progressive stärker anreichern konnte. Die auf diese Weise unterschiedlich gewordenen Variantengruppen werden im Ober-Apt in zweigipfeligen Variationskurven (inhomogenes Material) sichtbar. Erst im Unter-Alb, dessen ökologische Bedingungen die Isolation förderten, wurden völlig isolierte ancestrale und progressive Populationen beobachtet. In der kalkigen Fazies des helvetischen Unter-Alb (Oberösterreich), in der die nahverwandte *Gaudryina compacta* in gleichmäßiger Verteilung existierte, ließ sich dagegen nur eine langsam fortschreitende Zunahme der biserialen Kammern feststellen.

Nach Morphologie und Variationskurve der ältesten Populationen von *Spiroplectinata lata* aus dem nordwestdeutschen Unter-Alb ist die Gattung *Spiroplectinata* aus dem progressiven Seitenzweig von *Gaudryina dividens* hervorgegangen. In der großen Variationsbreite von *Sp. lata* ist, wie stratigraphisch höhere Kurven aus der *regularis*-Zone und dem unteren Mittel-Alb zeigen, der Genbestand der bisher zwar räumlich, aber noch nicht genetisch isolierten ancestralen und progressiven Populationen wieder vereinigt. Gleichzeitig bildet *Sp. lata* das Ausgangsmaterial der zeitlich folgenden 3 *Spiroplectinata*-Arten, wie die Ähnlichkeit einiger Kurven bestätigt. Die Arten gliedern sich in zwei *Spiroplectinata*-Äste, einen aus *Sp. annectens* und einen aus *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*. Alle 3 Arten zeigen im Mittel- und Ober-Alb wiederum eine kontinuierliche Zunahme der biserialen Kammern. Damit hat sich ihre Zahl im Laufe der Evolution insgesamt von 6 auf maximal 42 Kammern erhöht.

Ebenso wie während der phylogenetischen Entwicklung die Anzahl biserialer Kammern bei tri- und biserialen Formen ansteigt, werden die Kammern des triserialen Anteils von durchschnittlich 22·2 (unteres Ober-Apt) auf 2·4 (Ober-Alb) reduziert. Die Gesamtkammerzahl bleibt ± konstant und nimmt nur geringfügig innerhalb der einzelnen Arten zu. Ein weiterer Zusammenhang zwischen tri- und biserialer Kammerzahl ergibt sich aus der Konkurrenz triserialer mit tri- und biserialen Individuen. Überwiegen die triserialen Formen in einer Population sehr stark, so ist auch ihre Kammerzahl hoch; sind sie jedoch nicht so häufig, ist auch die Kammerzahl niedriger. Der 1. Fall tritt bei Isolation ancestraler Populationen ein, der 2. Fall bei Konkurrenz zwischen triserialen Individuen und überlegenen progressiven Varianten innerhalb einer Population.

Stratigraphie.

Die stratigraphische Einstufung der Variationskurven erfolgt nach Makrofossilien, Mikrofaunen, Vergleich von Diagrammen elektrischer Bohrlochsmessungen, nach der Petrographie sowie nach der Teufenlage in Bohrungen und Aufschlüssen. Zur Einhängung in die paläontologische Zonengliederung werden alle Funde leitender Ammoniten, Belemniten und Lamellibranchiaten aus den Profilen aufgeführt, aus denen die ausgewerteten Populationen stammen.

Stratigraphische Bestimmungen können mit der vertikalen Reichweite und Häufigkeit der untersuchten Arten sowie mit der Entwicklungshöhe der Populationen durchgeführt werden. Hierzu wird eine Verbreitungstabelle gegeben und anhand von Einzelpopulationen gezeigt, daß Variationskurven genauere Einstufungen ermöglichen.

Geographische Rassen- und Artbildung.

Die in Texas vorkommende *Gaudryina alexanderi* Cushman ist mit *Gaudryina dividens* nicht unmittelbar verwandt, sie vertritt sie aber offenbar in diesem Raum. In Trinidad wird *G. dividens* nur wenig verschieden von den nordwestdeutschen Formen, aber z. T. in einem höheren Entwicklungsstadium angetroffen. In Österreich herrscht *Gaudryina compacta* vor; als nahverwandte Art ist sie wahrscheinlich aus einer geographischen Rasse von *G. dividens* entstanden. Die *Spiroplectinata*-Funde in Österreich stellen eine oder zwei mediterrane Subspecies der nordeuropäischen Arten *complanata* und/oder *annectens* dar. In Sizilien tritt vereinzelt *G. dividens* mit *G. compacta* zusammen auf; ebenfalls sind dort die borealen Arten *Sp. complanata* und *Sp. annectens* mit den mediterranen *Spiroplectinata*-Formen vergesellschaftet. In Algerien tritt eine neue *Spiroplectinata*-Art aus der Verwandtschaft der *Sp. annectens* auf.

Nach morphologischen, stratigraphischen und paläogeographischen Vergleichen liegt das Entstehungszentrum von *Spiroplectinata lata* im nordwestdeutschen Raum. Da sie gleichzeitig die älteste Art dieser Gat-

tung ist, gilt das gleiche auch für die Gattung *Spiroplectinata*.

Phylogenie.

Aus einer zusammenfassenden Darstellung von 28 Variationskurven in zeitlich-stratigraphischer Anordnung und damit der Gesamtphylogenie ergibt sich ein durch drei Entwicklungsmodi gekennzeichneter Ablauf:

1. Artumwandlung bei *Gaudryina dividens* durch kontinuierliche Zunahme der biserialen Kammerzahl (unteres bis mittleres Ober-Apt).
2. Artabspaltung bei *G. dividens* (höheres Ober-Apt bis mittleres Unter-Alb). Fortschreitende Trennung der Populationen in eine ancestrale Stammlinie und in einen progressiven Seitenzweig, aus dem *Spiroplectinata lata* hervorgeht. Die unterschiedlichen Genbestände sind in der großen Variationsbreite von *Sp. lata* wieder vereinigt (höheres Unter-Alb bis unterstes Mittel-Alb).
3. Differenzierung des Genbestandes von *Sp. lata* in zwei *Spiroplectinata*-Äste (unteres Mittel-Alb).
4. Artumwandlung bei *Spiroplectinata annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* durch weitere Steigerung der biserialen Kammerzahl (Mittel- bis Ober-Alb).

Damit ist aus einer einzigen Ursprungsart *(Gaudryina dividens)* eine neue Gattung *(Spiroplectinata)* mit 4 Arten hervorgegangen. Das Schwergewicht der Entstehung neuer Arten und Gattungen liegt bei der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe in der historischen Artbildung.

Der biologischen Deutung des phylogenetischen Ablaufs wird die Selektionstheorie zugrunde gelegt. Das biseriale Stadium und besonders seine Abplattung verändern die Gehäusegestalt und vergrößern seine Oberfläche. Der Selektionsvorteil liegt wahrscheinlich darin, daß die progressiven Formen weniger tief in den lockeren Meeresschlamm einsinken, leichter ihren Ort wechseln können und dadurch im Nahrungserwerb bevorzugt sind. Die konkurrenzüberlegenen Varianten merzen die ancestralen allmählich aus (infraspezifische Orthoselektion); es kommt zu der beobachteten zeitlichen Verschiebung der Variationsbreiten (Artumwandlung bei *G. dividens, Sp. annectens, Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*).

Zu einer Artabspaltung kann es nur kommen, wenn zu den Evolutionsfaktoren Mutation und Selektion die Faktoren Isolation und Zufall hinzutreten. Dies war vor allem in den isolierten Populationen des Unter-Alb der Fall. Aufsplitterung und Trennung führten in Nordwestdeutschland zu einer beginnenden Artabspaltung. Im mediterranen Raum und in Mittelamerika entstand eine neue Art bzw. Unterart.

Die erstmalig bei *Spiroplectinata lata* zu beobachtende Abplattung des biserialen Stadiums steigert den Vorteil und die Überlegenheit dieser Art so sehr, daß sie bei geringem Selektionsdruck eine große Variationsbreite entfalten konnte. Gleichzeitig ermöglichten die günstigeren Lebensbedingungen im höheren Unter-Alb und Mittel-Alb die Bildung größerer Populationen und damit die Wiederverschmelzung der kleineren. Aus dem großen Allelbestand von *Sp. lata* differenzieren sich durch neue Mutationen die zeitlich auf sie folgenden 3 neuen *Spiroplectinata*-Arten heraus. Die dadurch erhöhte transspezifische Konkurrenz und Selektion hat eine Reduzierung der Variationsbreite zur Folge.

Mit diesen Deutungen sind die 4 hauptsächlichsten Evolutionsfaktoren (Mutation, Selektion, Isolation und Zufallswirkung in Kleinpopulationen) in verschiedener Kombination und Intensität auch in der Phylogenie der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe zu erkennen. Es liegen keinerlei Beobachtungen vor, zu deren Erklärung andere Faktoren herangezogen werden müßten; primäre Sprünge in der Entwicklung treten nicht auf. Die Mutation von *Sp. lata* setzt sich allmählich, im Laufe von über 1 Mill. Jahre durch. Auch die Differenzierung in 3 *Spiroplectinata*-Arten erfolgt zwar relativ schnell, doch in gleitender Umwandlung.

Ausbildung eines biserialen Stadiums und seine mutative Abplattung sind auch bei anderen Foraminiferen zu beobachten. Die Abplattung hat bei *Gaudryina* in Nordwestdeutschland zu der neuen Gattung *Spiroplectinata* geführt. Die Entstehung dieser Merkmale erfolgt nicht gleichzeitig und nicht gleich schnell (Mosaikmodus der Evolution).

Die Verbindung der sich zeitlich verschiebenden Kurvenmaxima ergibt zwar die Linie einer allgemeinen Entwicklungsrichtung, sie ist aber von Streuungen und Abweichungen begleitet, bedingt durch den ständigen Wechsel von ancestralen und progressiven Populationen. Daher existieren auch statt eines einzigen Gabelpunktes mehrere zu bestimmten Zeiten und an bestimmten Orten. Gabelpunkte können nur bei räumlicher Sonderung entstehen.

Die kontinuierliche Entwicklung führt, wenn man die Anfangs- und Endglieder der Reihe betrachtet, zu den völlig verschiedenen „Bautypen" zweier Gattungen (vorwiegend triserial bzw. vorwiegend biserial). Dieser an Protozoen beobachtete Entwicklungsablauf stimmt mit den an Metazoen gewonnenen Evolutionsvorstellungen überein.

Schriften.

Albers, J.: Taxonomie und Entwicklung einiger Arten von *Vaginulina* d'Orb. aus dem Barrême bei Hannover (Foram.). — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **21**: 75-112; Hamburg 1952.

Bartenstein, H.: Taxonomische Bemerkungen zu den *Ammobaculites, Haplophragmium, Lituola* und verwandten Gattungen (For.). — Senckenbergiana, **33**: 313-342; Frankfurt a. M. 1952.

Bartenstein, H., Bettenstaedt, F. & Bolli, H. M.: Die Foraminiferen der Unterkreide von Trinidad, B.

W. I. I. Teil: Cuche- und Toco-Formation. — Eclog. geol. Helv., 50: 5-67; Basel 1957.

Bartenstein, H. & Brand, E.: Mikro-paläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwest-deutschen Lias und Doggers. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 439: 1-224; Frankfurt a. M. 1937.

—&—: Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwestdeutschen Valendis. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 485: 239-336; Frankfurt a. M. 1951.

Berthelin, M.: Mémoire sur les Foraminifères fossiles de l'Etage Albien de Montcley (Doubs). — Mém. Soc. géol. France (3), 1, (5); Paris 1880.

Bettenstaedt, F.: Paläogeographie des nordwestdeutschen Tertiär mit besonderer Berücksichtigung der Mikropaläontologie. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 143-172; Hannover-Celle 1949.

— —: Stratigraphisch wichtige Foraminiferen-Arten aus dem Barrême vorwiegend Nordwest-Deutschlands. — Senckenbergiana, 33: 263-295; Frankfurt a. M. 1952.

— —: Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. — Paläontol. Z., 32: 115-140; Stuttgart 1958.

Bettenstaedt, F. & Dietz, C.: Tektonische und erdölgeologische Untersuchungen im Raum Lehrte östlich Hannover. — Geol. Jb., 74: 463-521; Hannover 1957.

Bettenstaedt, F. & Wicher, C. A.: Stratigraphic correlation of Upper Cretaceous and Lower Cretaceous in the Tethys and Boreal by the aid of microfossils. — Proc. Fourth World Petrol. Congr., Sect. I/D: 493-516; Rom 1955.

Boettger, C. R.: Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckengattung *Cepaea* Held. — Biol. Zbl., 73 (5/6): 317; Leipzig 1954.

Boltovskoy, E.: Beobachtungen über den Einfluß der Ernährung auf die Foraminiferenschalen. — Paläontol. Z., 28: 204-207; Stuttgart 1954.

Brady, H. B.: Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76. — Zool., 9; Edinburgh 1884.

Breyer, F. & Lögters, H.: Georgsdorf, ein Ölfeld im Emsland. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 257-276; Hannover-Celle 1949.

Brinkmann, R.: Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. — Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N.F., 13 (3); Berlin 1929.

— —: Biostratigraphie des Leymeriellenstammes nebst Bemerkungen zur Paläogeographie des nordwestdeutschen Alb. — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 16: 1-18; Hamburg 1937.

— —: Abriß der Geologie. 1. Allgemeine Geologie. 2. Historische Geologie. — Stuttgart 1956 u. 1954.

Burrows, H. W., Sherborn, C. D. & Bailey: The Foraminifera of the Red Chalk of Yorkshire, Norfolk, and Lincolnshire. — J. roy. microsc. Soc.: 549-566; London u. Edinburgh 1890.

Chapman, F.: The Foraminifera of the Gault of Folkestone. III. — J. roy. microsc. Soc.: 749-758; London u. Edinburgh 1892.

— —: The Foraminifera of the Gault of Folkestone. X. — J. roy. microsc. Soc.: 1-49; London 1898.

— —: Cretaceous and Tertiary Foraminifera of New Zealand, with an Appendix on the Ostracoda. — Geol. Surv. Branch, paleontol. Bull., 11: 1-119; Wellington 1926.

Correns, C. W.: Die Sedimentgesteine. — In: Barth, T. F. W., Correns, C. W., Eskola, P.: Die Entstehung der Gesteine. Ein Lehrbuch der Petrogenese. — 116-262; Berlin 1939.

Cosijn, A. J.: Statistical Studies on the Phylogeny of some Foraminifera. — Leidsche geol. Mededeel., Deel X, Aflevering 1: 1-62; 1938.

Cushman, J. A.: The Foraminifera of the Velasco Shale of the Tampico Embayment. — Bull. amer. Ass. Petrol. Geol., 10 (6): 581-612; Chicago 1926.

— —: New and Interesting Foraminifera from Mexico and Texas. — Contr. Cushman Lab. Foram. Res., 3 (1): 111-117; 1927.

— —: Foraminifera. Their Classification and Economic Use. — Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ. No. 1; 1928.

— —: Foraminifera. Their Classification and Economic Use. — Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ. No. 4 and 5; 1933.

— —: A Monograph of the Foraminiferal Family Verneuilinidae. — Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ. No. 7; Sharon (Mass.) 1937.

— —: A Supplement to the Monograph of the Foraminiferal Family Verneuilinidae. — Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ. No. 7a; Sharon (Mass.) 1946.

— —: Foraminifera. Their Classification and Economic Use. — Cambridge (Mass.) 1950.

Cuvillier, J. & Szakall, V.: Foraminifères d'Aquitaine. Première Partie (Reophacidae à Nonionidae). — Soc. nat. Pétroles d'Aquitaine; Toulouse 1949.

Dacqué, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. — Berlin 1921.

— —: Leitfossilien, 8. Liefg., Wirbellose der Kreide. — Berlin-Zehlendorf 1942.

Daeves, K.: Rationalisierung durch Großzahl-Forschung. — Düsseldorf 1952.

Daeves, K. & Beckel, A.: Großzahl-Forschung und Häufigkeits-Analyse. Ein Leitfaden. — Weinheim/Bergstr. u. Berlin 1948.

Dam, A. ten: Sur quelques espèces nouvelles ou peu connues dans le Crétacé Inférieur (Albien) des Pays-Bas. On Foraminifera of the Netherlands No. 9. — Geol. en Mijnbouw, 8e Jaarg. No. 2: 25-29; 1947.

— —: Les Foraminifères de l'Albien des Pays-Bas. — Mém. Soc. géol. France, n. sér. 29, Fasc. 4, Feuilles 28-36, Mém. No. 63: 1-66; Paris 1950.

Deecke, W.: Paläontologische Betrachtungen. VI. Über Foraminiferen. — N. Jb. Min., Geol., Paläontol., 2: 21-43; Stuttgart 1914.

Dietz, C., Hiltermann, H. & Schmid, F.: Exkursion in die Kreide- und Tertiäraufschlüsse der Kronsberg-Mulde östlich Hannover. — Z. deutsch. geol. Ges., Jahrg. 1957, 109: 332-335; Hannover 1958.

Dobzhansky, Th.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. — Jena 1939.

Doflein, F. — Reichenow, E.: Lehrbuch der Protozoenkunde. I. Teil. Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen. II. Teil. Spezielle Naturgeschichte der Protozoen. 1. Hälfte. — 6. Aufl.; Jena 1949 u. 1952.

Egger, J. G.: Foraminiferen aus Meeresgrundproben, gelothet von 1874 bis 1876 von S. M. Schiff Gazelle. — Abh. kgl. bayer. Akad. Wiss. II, 18, II. Abt.: 1-266; München 1893.

— —: Foraminiferen und Ostrakoden aus den Kreidemergeln der Oberbayerischen Alpen. — Abh. kgl. bayer. Akad. Wiss. II, 21, I. Abt.: 1-230; München 1899.

— —: Mikrofauna der Kreideschichten des westlichen baye-

rischen Waldes und des Gebietes um Regensburg. — Ber. naturwiss. Ver. Passau, 20: 1-75; Passau 1907.

— —: Ostrakoden und Foraminiferen des Eybrunner Kreidemergels in der Umgebung von Regensburg.— Ber. naturw. Ver. Regensburg, 12, (für 1907-1909): 1-48; 48; Regensburg 1910.

Ehrenberg, C. G.: Über zwei neue Lager von Gebirgsmassen aus Infusion als Meeres-Absatz in Nord-Amerika und eine Vergleichung derselben mit den organischen Kreide-Gebilden in Europa und Afrika. — Kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin, Ber.: 75; Berlin 1844.

Eichenberg, W.: Der stratigraphische Wert der Foraminiferen der Unterkreide im nordwestdeutschen Erdölbecken. — Niedersächs. geol. Ver., 24; Hannover 1932.

— —: Die Erforschung der Mikroorganismen, insbesondere der Foraminiferen der norddeutschen Erdölfelder. Teil I. Die Foraminiferen der Unterkreide. 1. Folge. Foraminiferen aus dem Albien von Wenden am Mittellandkanal. — Niedersächs. geol. Ver., 25: 1-32; Hannover 1933.

— —: Die Erforschung der Mikroorganismen, insbesondere der Foraminiferen der norddeutschen Erdölfelder. Teil I. Die Foraminiferen der Unterkreide. 4. Folge. Foraminiferen aus dem Apt von Wenden am Mittellandkanal. — Mitt. Roemer-Mus., 37: 1-40; Hildesheim 1935 [1935a].

— —: Mikrofaunen-Tafeln zur Bestimmung von Unterkreide-Horizonten in Bohrkernen norddeutscher Ölfelder. — Öl u. Kohle, 11: 388-412; Berlin 1935 [1935b].

Ellis, B. F. & Messina, A. R.: Catalogue of Foraminifera. 1-55 u. Suppl. bis 1955; Amer. Mus. natur. Hist., Spec. Publ.; New York 1955.

Ernst, W.: Über den Gault von Helgoland. — N. Jb. Min., Geol., Paläontol. — Beil.-Bd. 58, Abt. B: 113-156; Stuttgart 1927.

Franke, A.: Die Foraminiferen der pommerschen Kreide. — Abh. geol.-palaeontol. Inst. Univ. Greifswald, 6; Greifswald 1925.

— —: Die Foraminiferen der Oberen Kreide Nord- und Mitteldeutschlands. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., 111; Berlin 1928.

Glaessner, M. F.: Principles of Micropalaeontology. — First published 1945 Melbourne, first U.S.A. edition 1947, reprinted with corrections 1948.

Gorbenko, W. F.: *Pseudospiroplectinata* — eine neue Art Foraminiferen aus den Ablagerungen der oberen Kreide im nordwestlichen Donezbecken. — Dokladi Akad. Nauk USSR, 117 (5): 879-880; Moskau 1957.

Gross, W.: Über die „Watson'sche Regel". — Paläontol. Z., 30: 30-40; Stuttgart 1956.

Haack, W.: Der Untergrund der Lüneburger Heide unter Berücksichtigung der neuesten Bohrungen. — Abh. naturwiss. Ver. Bremen, 31 (2): 377-407; 1939.

Hagn, H.: Die Foraminiferen der Pinswanger Schichten (Unteres Obercampan). Ein Beitrag zur Mikropaläontologie der helvetischen Oberkreide Südbayerns. — Palaeontographica, Abt. A, 104, Liefg. 1-3: 1-119; Stuttgart 1953.

Hagn, H. & Zeil, W.: Globotruncanen aus dem Ober-Cenoman und Unter-Turon der Bayerischen Alpen. — Eclog. geol. Helv., 47: 1-60; Basel 1954.

Hartmann, M.: Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben. — 3. Aufl.; Jena 1947.

Heberer, G.: Theorie der additiven Typogenese. — In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., 5. Liefg.: 857-914; Stuttgart 1957.

Hecht, F. E.: Die Verwertbarkeit der Mikropaläontologie bei Erdöl-Aufschlußarbeiten im norddeutschen Tertiär und Mesozoikum. — Senckenbergiana, 19: 200-225; Frankfurt a. M. 1937.

— —: Standard-Gliederung der Nordwest-deutschen Unterkreide nach Foraminiferen. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 443: 1-42; Frankfurt a. M. 1938.

Hiltermann, H.: Die wichtigsten Ergebnisse der mikropaläontologischen Arbeiten von Nordwestdeutschland. — In: Erdöl und Tektonik in Nordwestdeutschland: 326-334; Hannover-Celle 1949 [1949a].

— —: Klassifikation der natürlichen Brackwässer. — Erdöl u. Kohle, 2: 4-8; Hamburg 1949 [1949b].

Hiltermann, H. & Koch, W.: Taxonomie und Vertikalverbreitung von *Bolivinoides*-Arten im Senon Nordwestdeutschlands. — Geol. Jb., 64: 595-632; Hannover-Celle 1950.

—&—: Revision der Neoflabellinen (Foram.). I. Teil: *Neoflabellina rugosa* (d'Orb.) und ihre Unterarten. — Geol. Jb., 74: 269-304; Hannover 1957.

Hofker, J.: On Foraminifera from the Dutch Cretaceous. — Natuurhist. Genoot. Limburg, Reeks IV: 1-40; 1951.

Kaufmann, R.: Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der oberkambrischen Trilobiten-Gattung *Olenus* Dalm. — Abh. geol.-paläontol. Inst. Greifswald, 10: 1-54; Greifswald 1933.

Keller, G.: Die stratigraphisch-fazielle Entwicklung der marinen Unterkreide im nordwestlichen Teutoburger Wald. — Z. deutsch. geol. Ges., Jahrg. 1952, 104: 474-498; Hannover 1953.

Koch, E.: Die strukturelle Entwicklung der Nordwest- und Nordflanke des Salzstockes von Wathlingen (Ölfeld Nienhagen). — Geol. Jb., 68: 271-317; Hannover 1953.

Kölbel, H.: Die tektonische und paläogeographische Geschichte des Salzgitterer Gebietes. — Abh. Reichsamt Bodenforsch., N. F., 207: 1-100; Berlin 1944.

— —: Die bisherigen Ergebnisse der erdölgeologischen Erforschung Nordostdeutschlands. — Z. angew. Geol., 2 (1): 9-14; Berlin 1956.

Kolbe, H.: Fazies und Geochemie der Kreideerze des nördlichen Harzvorlandes. — Z. deutsch. geol. Ges., 109: 36-40; Hannover 1957.

Kugler, H. G.: Jurassic to recent sedimentary environments in Trinidad. — Bull. Ass. Suisse Géol. Ing. Pétrole, 20 (59): 27-60; 1953.

Kumm, A.: Die Schichtenfolge im Kanaleinschnitt bei Wenden. — Jb. preuß. geol. Landesanst. (für 1936), 57: 14-47; Berlin 1937.

Liddle, R. A.: The Geology of Venezuela and Trinidad. — Paleontol. Res. Inst.; Ithaca, New York 1946.

Liebus, A.: Die fossilen Foraminiferen. Eine Einführung in die Kenntnis ihrer Gattungen. — Knih. státn. geol. ústav. Československ. Republ., 14 B; Praha 1931.

Lotze, F.: Beitrag zur Kenntnis der Mutationen von *Calceola sandalina* (L.). — Senckenbergiana, 10: 158-169; Frankfurt a. M. 1928.

Ludwig, W.: Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung. — Aufs. u. Reden d. senckenberg. naturforsch. Ges.; Frankfurt a. M. 1948.

— —: Die Selektionstheorie. — In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., 3. Liefg.: 662-712; Stuttgart 1954.

Lüers, H. & Ulrich, H.: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. — In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., 3. Liefg.: 552-661; Stuttgart 1954.

Lutze, G. F.: Zur Stratigraphie und Paläontologie des Calloviens und Oxfordiens in Norddeutschland. — Beih. geol. Jb., 1959 [im Druck].

Matthes, H. W.: Einführung in die Mikropaläontologie. — Leipzig 1956.

Mertens, R.: Die „Typostrophen-Lehre" im Lichte des Darwinismus. — Aufs. u. Reden d. senckenberg. naturforsch. Ges.; Frankfurt a. M. 1947.

Noth, R.: Foraminiferen aus Unter- und Oberkreide des österreichischen Anteils an Flysch, Helvetikum und Vorlandvorkommen. — Jb. geol. Bundesanst., Sonderbd. 3; Wien 1951.

Oberhauser, R.: Geologische Untersuchungen im Flysch und Helvetikum der Hohen Kugel (Vorarlberg) mit mikropaläontologischen Beiträgen von Franz Bettenstaedt und Carl A. Wicher. — Verh. geol. Bundesanst., H. 3: 176-183; Wien 1953.

Orbigny, M. A. d': Foraminiferas. — In: Ramon de la Sagra, Historia, Fisica, Politica Y Natural de la Isla de Cuba. — Paris 1839.

— —: Foraminifères. — In: Ramon de la Sagra, Histoire physique et naturelle de l'Ile de Cuba. A. Bertrand: 112; Paris 1839.

— —: Mémoire sur les Foraminifères de la Craie Blanche du bassin de Paris. — Mém. Soc. géol. France; 1840.

Papp, A.: Morphologisch-genetische Untersuchungen an Foraminiferen. — Paläontol. Z., 29: 74-78; Stuttgart 1955.

Parker, W. K. & Jones, T. R.: On the Nomenclature of the Foraminifera. VIII, *Textularia*. — Ann. Mag. natur. Hist., ser. 3, 11: 91-98; London 1863.

Plummer, H. J.: *Gaudryinella*, a new Foraminiferal genus. — Amer. Midland Nat., Notre Dame, Ind., U.S.A., 12: 341; 1931.

Pokorny, V.: Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. 1 u. 2. — Berlin 1958.

Pratje, O.: Einführung in die Geologie der Nord- und Ostsee (Entwicklung, Formen, Küsten und Sedimente). — In: G. Grimpe & E. Wagler, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1; Leipzig 1940.

Prey, S.: Helvetikum und Flysch. — In: Geologischer Führer zu den Exkursionen aus Anlaß der Wiederaufbau- und Hundertjahrfeier der Geologischen Bundesanstalt am 12. Juni 1951. — Verh. geol. Bundesanst., Sonderh. A, 1950/51: 38-48; Wien 1951.

Remane, A.: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. — In: G. Grimpe & E. Wagler, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1; Leipzig 1940.

— —: Besteht ein Zusammenhang zwischen der Formverwilderung (Typolyse) und dem Aussterben der Tierstämme? — Schrift. naturw. Ver. Schlesw.- Holst. (Karl-Gripp-Festschr.), 25: 14-19; 1951.

— —: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. — Leipzig 1952.

Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — 2. Aufl.; Stuttgart 1954.

Reuss, A. E.: Die Foraminiferen der westphälischen Kreideformation. — Sitz.-Ber. math.-naturwiss. Cl. kaiserl. Akad. Wiss., 40: 147-238; Wien 1860.

— —: Die Foraminiferen des norddeutschen Hils und Gault. — Sitz.-Ber. math.-naturw. Cl. kaiserl. Akad. Wiss., 46, 1. Abt.: 5-100; Wien (1862) 1863.

Rhumbler, L.: Foraminiferen der Kieler Bucht; Teil II. — Kieler Meeresforschungen, 1: 179-242; 1936.

Richter, M.: Die deutschen Alpen und ihre Entstehung. — Deutsch. Boden, 5; Berlin 1937.

Richter, Rud.: Zur stratigraphischen Beurteilung von *Calceola (Calceola sandalina* Lam. n. mut. *lata* und *alta)*. — N. Jb. Min., Geol., Paläontol., 2: 31-46; Stuttgart 1916.

— —: Fortschritte in der Kenntnis der *Calceola*-Mutationen. — Senckenbergiana, 10: 169-184; Frankfurt a. M. 1928.

— —: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. 2. umgearbeitete Auflage mit der „offiziellen Liste zoologischer Gattungs-Namen". — Senckenberg-Buch, 15; Frankfurt a. M. 1948.

Riedel, L.: Der Westrand der Pompeckj'schen Schwelle zur Kreidezeit in Hannover. — Z. deutsch. geol. Ges., 90: 26-41; Berlin 1938.

— —: Zur Paläogeographie der Kreide in Nordwestdeutschland. — Jb. Reichsstelle Bodenforsch. (für 1940), 61: 7-19; Berlin 1941.

Roll, A.: Die strukturelle Entwicklung und die Geschichte der Salzstockbildung im Hannoverschen Becken. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 69-90; Hannover-Celle 1949.

Scheffen, W.: Neuere Methoden und Erfolge der Mikropaläontologie. — Öl u. Kohle ver. mit Erdöl u. Teer, 13: 483-486; Berlin 1937.

Schindewolf, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. — Stuttgart 1950.

Schmid, K.: Biometrische Untersuchungen an Foraminiferen (*Globorotalia menardii* (d'Orb.) - *Globorotalia tumida* (Brady) und *Truncatulina margaritifera* Brady - *Truncatulina margaritifera granulosa* Fischer) aus dem Pliocaen von Ceram (Niederl.-Indien). — Eclog. geol. Helv., 27: 45-134; Basel 1934.

Schmidt, H.: Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresböden. — Fortschr. Geol., Palaeontol., 12 (38): 1-154; Berlin 1935.

— —: Ökologische Beobachtungen an den Foraminiferen des Golfes von Neapel. — Paläontol. Z., 27: 123-128; Stuttgart 1953.

Schmidt-Thomé, P.: Geologische Exkursion in die Ammergauer und Allgäuer Alpen. — Geologica Bavarica, 6: 26-49; München 1951.

Schmitt, W.: Tonmergelgeschiebe aus dem Gault. — Z. Geschiebeforsch., 5 (3): 125-128; Berlin 1929.

Seitz, O.: Über Stratigraphie und Paläogeographie des Salzgitterer Eisenerzes im Gebiete von Hornburg. — Jb. Reichsamt Bodenforsch. (für 1942), 63: 350-412; Berlin 1943.

— —: Zur Paläogeographie des Wealden und der Pompeckj'schen Schwelle. — In: Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 135-143; Hannover-Celle 1949.

— —: Über das Vorkommen der Gattung *Douvilléiceras* im unteren Mittel-Alb von Nordwestdeutschland. — Geol. Jb., 71: 643-644; Hannover 1956 [1956a].

— —: Über Ontogenie, Variabilität und Biostratigraphie einiger Inoceramen. — Paläontol. Z., 30, Sonderh.: 3-6; Stuttgart 1956 [1956b].

Seitz, O. & Kolbe, H.: Paläogeographie des Apt im Salzgittergebiet. — Aufgenommen im Exkursionsführer der deutsch. geol. Ges. zur 108. Hauptversamml. 1956 in Hannover, entworfen 1951.

Sewertzoff, A. N.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. — Jena 1931.

Sigal, J.: Aperçu stratigraphique sur la micropaléontologie du Crétacé. Monographies régionales 1re Serie:

Algérie, No. 26. — XIX. Congr. géol. internat., Alger 1952.

Simon, W.: Zeitmarken der Erde. — Wiss., **98**: 1-232; Braunschweig 1948.

— —: Die Uhren der Erde. — Natur u. Volk, **83**: 69-80; Frankfurt a. M. 1953.

— —: Über die Entfaltung von Spiriferen aus der *subcuspidatus*-Gruppe (Deutsches Unterdevon, besonders Oberharz). — Geol. Jb., **68**: 185-224; Hannover 1954.

Simpson, G. G.: Tempo and Mode in Evolution. — Columbia Biol. Ser., **15**; New York 1944.

— —: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution (Tempo and Mode in Evolution). Übersetzt u. eingeleitet von G. Heberer. — Göttingen 1951.

Spath, L. F.: Excursion to Folkestone, with Notes on the Zones of the Gault. — Proc. Geol. Ass., **34**: 70-76; 1923 [1923a].

— —: On the Ammonite Horizons of the Gault and Contiguous Deposits. Appendix II. — Summary of Progr. geol. Surv. for 1922: 139-149; London 1923 [1923b].

— —: A Monograph of the Ammonoidea of the Gault. — Palaeontograph. Soc.; London 1923-1943.

Steuer, A.: Planktonkunde. — Leipzig, Berlin 1910.

Stolley, E.: Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen unteren Kreide. 1. Die Belemniten des norddeutschen Gaults (Aptiens und Albiens). — Geol. Paläontol. Abh., N. F., **10**, 3; Jena 1911.

— —: Die Stratigraphie des norddeutschen Obergaults, Minimus-Tons und Flammenmergels, im Vergleich mit dem englischen Lower und Upper Gault. — N. Jb. Min., Geol., Paläontol., Beil.-Bd. **78**, Abt. B: 1-65; 1937.

Tappan, H.: Foraminifera from the Grayson Formation of Northern Texas. — J. Paleontol., **14**: 93-126; 1940.

— —: Foraminifera from the Duck Creek Formation of Oklahoma and Texas. — J. Paleontol., **17**: 476-517; 1943.

Thalmann, H. E.: Nomenclator (Um- und Neubenennungen) zu den Tafeln 1-115 in H. B. Brady's Werk über die Foraminiferen der Challenger-Expedition, London 1884. — Eclog. geol. Helv., **25**: 293-312; Basel 1932.

— —: Mitteilungen über Foraminiferen VII. 30. Organisches Baumaterial der sandschaligen Foraminiferen. — Eclog. geol. Helv., **41**: 366-368; Basel 1949.

Wedekind, R.: Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. — Berlin 1916.

Weigelt, J.: Die tektonische Prädestination des Lebensraumes alttertiärer Wirbeltierfaunen Deutschlands. — Z. deutsch. geol. Ges. (für 1948), **100**: 410-426; Stuttgart 1950.

Wicher, C. A.: Praktikum der angewandten Mikropaläontologie. — Berlin-Zehlendorf 1942.

— —: Die Gosau-Schichten im Becken von Gams (Österreich) und die Foraminiferengliederung der höheren Oberkreide in der Tethys, mit einem Beitrag von F. Bettenstaedt. — Paläontol. Z., **30**, Sonderh.: 87-136; Stuttgart 1956.

Wicher, C. A. & Bettenstaedt, F.: Zur Oberkreide-Gliederung der bayerischen Innviertel-Bohrungen, mit Beiträgen von O. Seitz und R. Oberhauser. — Geologica Bavarica, **30**: 3-54; München 1957.

Wick, W.: Mikrofaunistische Untersuchung des tieferen Tertiärs über einem Salzstock in der Nähe von Hamburg. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **468**: 1-40; Frankfurt a. M. 1943.

Wolburg, J.: Vergleichende stratigraphische Untersuchungen der brackisch-limnischen Ablagerungen Europas an der Wende Jura-Kreide. — Geol. Jb. (für 1943-1948), **64**: 159-171; Hannover/Celle 1950.

— —: Der Nordrand der Rheinischen Masse. — Geol. Jb., **67**: 83-113; Hannover 1952.

— —: Schwellen und Becken im Emsland-Tektogen mit einem paläogeographischen Abriß von Wealden und Unterkreide. — Beih. geol. Jb., **13**: 1-115; Hannover 1954.

Wolff, E.: Taxionomie, Stratigraphie und Stratinomie (nicht Taxonomie, Stratographie und Stratonomie) und Verkürzungen wie Palichnologie, Palökologie. — Senck. leth., **35**: 115-117; Frankfurt a. M. 1954.

TAFELN

Tafel 1.

Alle Stücke SMF, Katalog XXVII. — Vergrößerung $^{60}/_{1}$.

Triseriale Exemplare: Fig. 1, 3, 6; tri- und biseriale: Fig. 2, 4, 7, 8, 9, 14; tri-, bi- und uniseriale: Fig. 5, 10, 11, 12, 13, 15.

Fig. 1-2. *Gaudryina richteri* n. sp. — Ober-Hauterive (*seeleyi*-Zone); Bohrung Klein Oedesse 1002, Kern 73·9-75·9 m.
1. Paratypoid. a) Vorderansicht, b) Aufsicht. — SMF 4372.
2. Holotypus. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4371.

Fig. 3-5. *Gaudryina dividens* n. sp.
3-4. Unteres Ober-Apt; Bohrung Dollbergen 1007, Kern 268·8-276 m.
3. Paratypoid. a) Vorderansicht, b) Aufsicht. — SMF 4301.
4. Holotypus. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4300.
5. Paratypoid. Mittleres Ober-Apt; Bohrung Dollbergen 1007, Kern 217·6-225 m. — SMF 4302.

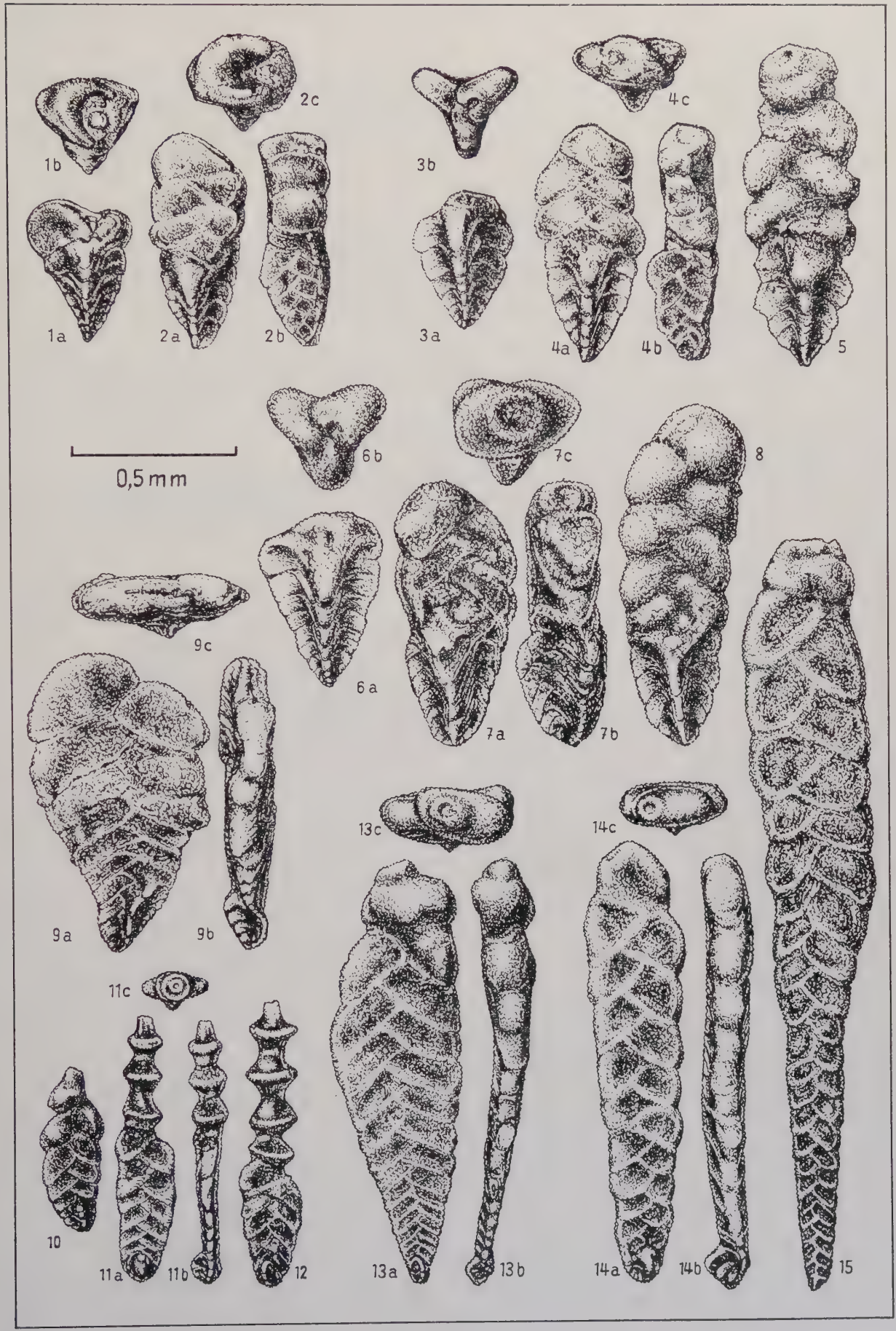
Fig. 6-8. *Gaudryina compacta* n. sp. — Unter-Alb des Helvetikum; Rehkogelgraben, etwa 8 km S Vorchdorf, Oberösterreich; Probe b.
6. Paratypoid. a) Vorderansicht, b) Aufsicht. — SMF 4361.
7. Holotypus. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4360.
8. Paratypoid. — SMF 4362.

Fig. 9. *Spiroplectinata lata* n. sp. — Unteres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 26, Kern 245·9-247·9 m. — Holotypus. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4417.

Fig. 10-12. *Spiroplectinata annectens* (Parker & Jones). — Hypotypoide.
10, 12. Höheres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 47, Kern 230-234 m. — SMF 4376, 4378.
11. Hohes Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 80, Kern 250-253 m. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4377.

Fig. 13. *Spiroplectinata complanata* (Reuss). — Hohes Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 74, Kern 230-234 m. — Hypotypoid. a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4398.

Fig. 14-15. *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp.
14. Holotypus. Hohes Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 80, Kern 250-253 m. — a) Vorderansicht, b) Seitenansicht, c) Aufsicht. — SMF 4408.
15. Paratypoid. Unteres Ober-Alb; Bohrung Georgsdorf 84; Kern 220-224 m. — SMF 4409.


1b
2c
1a
2a
2b
3b
4c
3a
4a
4b
5
0,5 mm
6b
7c
8
9c
6a
7a
7b
9a
9b
13c
14c
11c
10
11a
11b
12
13a
13b
14a
14b
15

Tafel 2.

Alle Stücke SMF, Katalog XXVII. — Vergrößerung etwa $^{50}/_{1}$.

Gehäuse, soweit wie möglich, in stratigraphischer und phylogenetischer Reihenfolge angeordnet. Fig. 16-27: Variationsreihe von Individuen mit jeweils um eine Kammer zunehmendem biserialen Stadium (T bis T + B 11, entsprechend den Einheiten auf der Abszisse der Variationskurven). — Alle Gehäuse in Vorderansicht. — Triseriale Exemplare: Fig. 16, 28, 31; tri-, bi- und uniseriale: Fig. 36-38, 40, 41, 44, 45; übrige Fig. tri- und biserial.

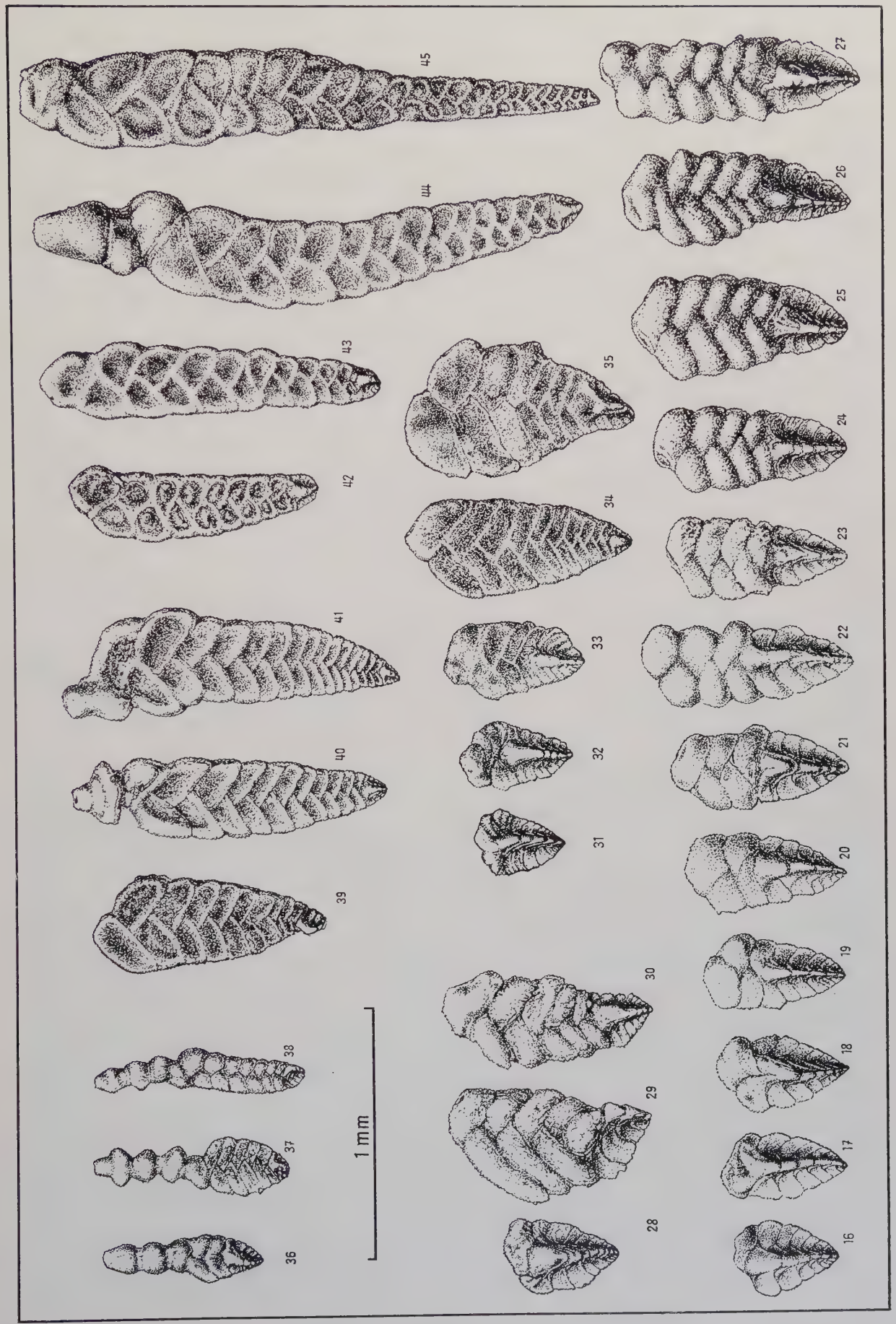
Fig. 16-30. *Gaudryina dividens* n. sp.
16-23. Unteres Ober-Apt; Bohrung Dollbergen 1007, Kern 268·8-276 m. — SMF 4303-4308.
24-26. Unteres Ober-Apt; Bohrung Georgsdorf 22, Kern 213·7-217·2 m. — SMF 4309-4311.
27. Hohes Ober-Apt; Bohrung Georgsdorf 37, Kern 200-204·8 m.— SMF 4312.
28, 30. Mittleres Unter-Alb; Bohrung Adorf 1, Kern 1076-1080·6 m. — SMF 4313, 4315.
29. Unter-Alb; Ziegelei Stedum bei Peine. — SMF 4314.
21. Holotypus = Taf. 1 Fig. 4a (kop.). — 16. = Taf. 1 Fig. 3a (kop.). — 16-20, 22-30. Paratypoide.

Fig. 31-35. *Spiroplectinata lata* n. sp. — Unteres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 26, Kern 245·9-247·9 m.
31-34. Paratypoide. — SMF 4418-4421.
35. Holotypus = Taf. 1 Fig. 9a (kop.). — SMF 4417.

Fig. 36-38. *Spiroplectinata annectens* (Parker & Jones). — Hypotypoide.
36. Unteres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 58, Kern 231 m. — SMF 4379.
37. Hohes Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 74, Kern 230-234 m. — SMF 4380.
38. Unteres Ober-Alb; Bohrung Georgsdorf 84, Kern 220-224 m. — SMF 4381.

Fig. 39-41. *Spiroplectinata complanata* (Reuss). — Hypotypoide. Höheres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 47, Kern 230-234 m. — SMF 4399-4401.

Fig. 42-45. *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp.
42, 44. Paratypoide. Unteres Ober-Alb; Bohrung Georgsdorf 84, Kern 220-224 m. — SMF 4410, 4411.
43. Holotypus = Taf. 1 Fig. 14a (kop.). — SMF 4408.
45. = Taf. 1 Fig. 15 (kop.). — SMF 4409.



BRUNHILDE GRABERT: *Gaudryina* und *Spiroplectinata*.

Tafel 3.

Alle Stücke SMF, Katalog XXVII. — Vergrößerung etwa $^{45}/_{1}$.

Die Fotografien zeigen einen Durchschnitt durch die Variationsbreite der einzelnen Arten.

(Alle Gehäuse in Vorderansicht.)

Fig. 46-47. *Gaudryina richteri* n. sp. — Paratypoide. Ober-Hauterive, *seeleyi*-Zone; Bohrung Klein Oedesse 1002, Kern 73·9-75·9 m. — SMF 4373-4374.

Fig. 48-52. *Gaudryina compacta* n. sp. — Paratypoide. Unter-Alb des Helvetikum; Rehkogelgraben, etwa 8 km S Vorchdorf, Oberösterreich; Probe b. — SMF 4363-4367.

Fig. 53-59. *Gaudryina dividens* n. sp. — Paratypoide. Ober-Apt, *clava*-Zone; Bohrung Dollbergen 1007, Kern 268·8-276 m. — SMF 4316-4322.

Fig. 60-76. *Spiroplectinata lata* n. sp. — Paratypoide. Unter-Alb, *regularis*-Zone; Bohrung Adorf 1, Kern 1050-1053·7 m. — SMF 4422-4438.

Fig. 77-86. *Spiroplectinata annectens* (Parker & Jones). — Hypotypoide. Höheres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 47, Kern 230-234 m. — SMF 4381-4390.

Fig. 87-88. *Spiroplectinata complanata* (Reuss). — Hypotypoide. Höheres Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 47, Kern 230-234 m. — SMF 4402-4403.

Fig. 89-90. *Spiroplectinata bettenstaedti* n. sp. — Paratypoide. Hohes Mittel-Alb; Bohrung Georgsdorf 80, Kern 250-253 m. — SMF 4412-4413.

BRUNHILDE GRABERT: *Gaudryina* und *Spiroplectinata*.

LEBENSLAUF

Am 4. Oktober 1928 wurde ich als Tochter des Handelsschuldirektors Reinhold Grabert und seiner Ehefrau Karoline Grabert, geb. Kammerer, in Berlin geboren. 1935-1939 besuchte ich die Volksschule in Berlin-Johannisthal und anschließend die Oberschule für Mädchen in Berlin-Treptow. Nach Verlust eines Schuljahres durch das Kriegsende nahm ich 1946 den Schulunterricht wieder auf und legte 1948 die Reifeprüfung ab.

Mit der Eröffnung des Studiums der Fachrichtung Biologie an der Freien Universität Berlin begann ich Biologie mit dem Hauptfach Zoologie zu studieren und legte 1954 die Diplom-Prüfung ab. Für die Promotion wählte ich als Hauptfach Geologie.

Meine Lehrer waren die Herren Professoren H. Drawert, K. Günther, K. Herter, H. Lassen, H. Nachtsheim, R. Pilger, M. Richter, G. Schenck, W. Ulrich und E. Werdermann.

Brunhilde Grabert